

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE  
INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

# THÈSE

Présentée à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

Pour obtenir le **DIPLÔME DE DOCTORAT**

Formation doctorale : Biologie, Diversité, Adaption des Plantes Cultivées

Spécialité : Agronomie-Écophysiologie

présentée par Florent Tivet

Etude des facteurs génotypiques et environnementaux déterminant la mise en place de la surface foliaire chez le riz (*Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud.). Incidence particulière d'un déficit hydrique

Soutenue le 26 juin 2000 devant le jury composé de Mme et MM.

Bertand Ney	Professeur INA-Paris Grignon	Président
Raymond Bonhomme	Directeur de recherche, INRA-Grignon	Rapporteur
François Gastal	Directeur de recherche, INRA-Lusignan	Rapporteur
Beatriz da Silveira Pinheiro	Coordinatrice projet national riz, EMBRAPA	Examinateur
Bernard Saugier	Professeur, Université Paris XI	Examinateur
Michael Dingkhün	Chercheur, CIRAD-Amis, Montpellier	Examinateur
Marcel de Raïssac	Chercheur, CIRAD-Calim, Montpellier	Examinateur



Empresa Brasileira de  
Pesquisa Agropecuária  
Centro Nacional de  
Pesquisa Arroz e Feijão  
Goiânia, Goiás, Brésil



Centre International de  
Recherche en Agronomie  
pour le Développement  
CA-CALIM et AMIS-  
Agronomie-Écotrop  
Montpellier, France





MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE  
INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

## THÈSE

Présentée à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

Pour obtenir le **DIPLÔME DE DOCTORAT**

Formation doctorale : Biologie, Diversité, Adaption des Plantes Cultivées

Spécialité : Agronomie-Écophysiologie

présentée par Florent Tivet

Etude des facteurs génotypiques et environnementaux déterminant la  
mise en place de la surface foliaire chez le riz (*Oryza sativa* L. et  
*Oryza glaberrima* Steud.). Incidence particulière d'un déficit hydrique

Soutenue le 26 juin 2000 devant le jury composé de Mme et MM.

Bertand Ney	Professeur INA-Paris Grignon	Président
Raymond Bonhomme	Directeur de recherche, INRA-Grignon	Rapporteur
François Gastal	Directeur de recherche, INRA-Lusignan	Rapporteur
Beatriz da Silveira Pinheiro	Coordinatrice projet national riz, EMBRAPA	Examineur
Bernard Saugier	Professeur, Université Paris XI	Examineur
Michael Dingkhün	Chercheur, CIRAD-Amis, Montpellier	Examineur
Marcel de Raïssac	Chercheur, CIRAD-Calim, Montpellier	Examineur



Empresa Brasileira de  
Pesquisa Agropecuária  
Centro Nacional de  
Pesquisa Arroz e Feijão  
Goiânia, Goiás, Brésil



Centre International de  
Recherche en Agronomie  
pour le Développement  
CA-CALIM et AMIS-  
Agronomie-Écotrop  
Montpellier, France



## Remerciements

Ce travail de thèse a été conçu en partenariat entre le centre national de riz et haricot (EMBRAPA-CNPAP<sup>1</sup>) des cerrados Brésiliens (Goiânia, état de Goiás), le programme Calim du département CIRAD-CA et le programme agronomie du département CIRAD-AMIS<sup>2</sup>. La partie expérimentale menée au sein du CNPAP a nécessité une implication conséquente de la part de ce centre. Je tiens donc à remercier avant tout : Beatriz da Silveira Pinheiro, responsable de l'unité d'écophysiologie, qui a mis à ma disposition les moyens techniques et humains indispensables pour mener à bien ces essais, je lui dois beaucoup comme partenaire de ce projet ; la direction du CNPAP et plus particulièrement Homeiro Aidar et Pedro Arraes qui ont assuré un soutien logistique et financier indispensable au bon déroulement des essais pendant la campagne 1997/1998.

Je remercie Hubert Manichon, directeur du département CA du CIRAD en 1996, grâce à qui ce projet de thèse a pu voir le jour. J'exprime aussi ma plus grande reconnaissance à Alain Capillon, directeur du département CA du CIRAD et à Michel Dron directeur scientifique du CIRAD, qui m'ont permis de mener à terme cette thèse dans de très bonnes conditions.

Que les membres du jury soient vivement remerciés pour avoir accepté de porter un regard critique sur ce travail de thèse.

J'exprime toute ma reconnaissance vis à vis de mon encadrement direct:

Marcel de Raïssac fut l'instigateur de cette thèse, il m'a orienté au cours de mon travail de DEA et fait confiance pour mener à bien ce projet. Je le remercie pour les échanges passionnés et fructueux que j'ai pu avoir avec lui au cours de cette thèse et sa disponibilité dans la phase finale de rédaction. Pierre Siband, mon directeur de thèse, pour sa rigueur scientifique et ses encouragements incessants.

Mickaël Dingkuhn a eu la lourde tâche d'assurer la bonne finalisation de ce projet en raison du départ de Pierre Siband à l'IRRI. Il m'est difficile en quelques lignes de remercier Mickaël tant son engagement et sa disponibilité sont à la base de ce travail. La genèse des articles et les discussions autour de ce projet ont toujours été extrêmement enrichissantes en sa compagnie. Je le remercie pour sa gentillesse et sa générosité. Je souhaite à tous les thésards d'avoir la chance de bénéficier d'un tel encadrement.

---

<sup>1</sup> CNPAP-EMBRAPA: Centro Nacional de Pesquisa Arroz e Feijão-Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.

<sup>2</sup> CIRAD-CA\_AMIS, Calim: Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement-Cultures Annuelles\_Amélioration des techniques pour l'Innovation Scientifique, Cultures alimentaires.

Je remercie Pierre Fabre de m'avoir accueilli au sein du programme Cultures alimentaires du département CA; Florent Maraoux responsable du programme Agronomie du département Amis pour son accueil et sa gentillesse. Nadine Brisson, François Tardieu et Jacques Wery, pour leurs disponibilités à des moments clefs de ce travail et les échanges fructueux que j'ai pu avoir avec eux. Je remercie vivement François Tardieu de m'avoir permis de mener à bien un essai au sein de la structure du LEPSE et de consolider ainsi des résultats obtenus au Brésil.

Merci à toute l'équipe de l'Inra de Lusignan qui m'a accueilli l'espace d'une journée: Florence Tabourel-Tayot, Jean-Louis Durand, Bruno Moulia, Pierre Martre et François Gastal.

Je souhaite à tous les thésards qui me suivront d'avoir la chance de rencontrer des expatriés du CIRAD aussi attentifs et chaleureux que Jacqueline et Lucien Seguy et Serge Bouzinac. Leur maison m'a toujours été ouverte. La découverte du Matto Grosso et des fronts pionniers en compagnie de Lucien et Serge a été une formidable expérience de part la diversité et la nature des systèmes de culture rencontrés. Merci à Lucien et Serge de m'avoir fait partager leurs connaissances exceptionnelles du Brésil.

Que toutes les personnes du CNPAF qui m'ont conseillées et aidées soient remerciées ici. J'oublierai inévitablement des noms tant cette année au Brésil fut très riche en rencontres et en événements, que les personnes oubliées veuillent bien m'en excuser. José-Géraldo di Stefano, dit Cipó, pour sa bonne humeur et sa folie avec qui les voyages sont toujours des détentes inoubliables, Luis Carlos Balbino, Elcio Perpétuo Guimarães, Lydia Yokohama, José Aloísio Alves Moreira et Luis Fernando Stone.

J'exprime toute ma reconnaissance à Maria do Carmo et son mari, Luiza de Freitas Konrad et Reinaldo qui m'ont accueilli dans leurs maisons avec la plus grande simplicité. Je n'oublierai jamais les instants passés en compagnie de Lucía, Valéria, Bruno, André, Julio, Lais, Carolina, Erick, Antônio, Sandra, Marlene, Camilla, Caio, Lucia et Carlao. Je dois énormément à Maria, Luiza, Reinaldo, Hélio et Delcio pour leur amitié et leur générosité.

Antônio Gonzaga Damasceno, José-Francisco Arruda e Silva et Valdir Vaz de Souza furent mes compagnons de bureau et de travail pendant la saison 97/98. Je leur dois énormément comme amis tant ils se sont évertués à faire tomber les divers obstacles qui se sont présentés à moi au cours des premiers mois. Tony a été l'artisan de la réussite de ces essais tant son engagement personnel fut incessant.

Je tiens à remercier toutes les personnes de l'équipe Ecotrop que j'ai côtoyé au cours de cette thèse. En particulier Isabelle Mialet-Serra, Christian Baron pour sa folie quotidienne, Anne Clément, Jean-Louis Jacob, Jean-Claude Prévôt, Serge Marlet et Eric Scopel. Je remercie plus particulièrement Michel Puard et Jean-Pierre Rafaillac pour leurs coups de main ponctuels et leurs disponibilités. Jean-François Bois a accepté de porter un jugement critique sur mon document et je l'en remercie.

Merci beaucoup à mes compagnons de bureau Julie, Tanguy et Nicolas. Je souhaite bonne chance à Julie, Antoine et Benoît pour leur fin de thèse.

J'ai sollicité le personnel de la DIST et les secrétaires des divers services, je remercie vivement pour leur sympathie et leur disponibilité: Esther Saadoun et Jacques Dupanloup pour le formidable travail qu'ils effectuent à la DIST, Amel Chantir, Nathalie Bonfiglio et Josette Appe au sein du programme Agronomie, Chantal Canales et Monica Barbro-Gouirand au sein du programme Calim.

Merci enfin à mes amis de tous les jours : Sonia, Fabrice, Yann, Stéphanie, Julie, Ludovic, Sébastien, Flore, Krishna, Joëlle, Muriel, Cyril, Nathalie, Emilie, Olivier, Denis, Eric, Yayou, Thierry, Lolo et Olivier.

Les instants de galère sont vite oubliés sur une telle période, néanmoins je ne peux conclure cet avant propos sans retracer quelques anecdotes plus ou moins agréables.

Je ne remercie pas les douaniers brésiliens d'avoir retarder le lancement des essais en raison du blocage du matériel de mesure que ce soit à l'aller et au retour. Le passage de la comète Hale Bop au-dessus de l'Amérique Latine au mois d'avril 97 nous a permis de justifier un processus accéléré pour le retrait des équipements, qui étaient devenus l'espace d'un document administratif du matériel astronomique. Je n'ai pas apprécié les goûts culinaires d'un cheval en mal d'herbe verte au mois de juillet qui se délecta de quelques parcelles de riz. J'ai détesté le bruit de casserole du disque dur de mon portable qui entraîna la perte de quelques données climatiques et de croissance et le retard dans le traitement des données.



## Symboles et abréviations

---

### *Matériels et Méthodes*

<b>LVDT</b>	Capteurs de déplacement linéaire (Linear Voltage Displacement Transducer) utilisé pour le suivi d'allongement des limbes.
<b>DAE</b>	Jours après émergence.
<b>MB</b>	Maître-brin.
<b>T<sub>x</sub></b>	Talle primaire ayant pri naissance au niveau de feuille x du maître-brin.
<b>6/0 (5/3)</b>	Feuille de rang 6 du maître-brin (feuille de rang 5 de la talle primaire ayant pri naissance à l'aisselle de la troisième feuille du maître-brin).
<b>SIP</b>	Somme des indices de position des feuilles et des talles.

---

### *Variables climatiques*

<b>PPFD</b>	Densité de flux de photons photosynthétiquement actifs (Photosynthetic Photon Flux Density), $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .
<b>T (T<sub>m</sub>, T<sub>a</sub>, T<sub>s</sub>)</b>	Température (du méristème, de l'air, du sol), °C.
<b>VPD</b>	Déficit de pression de vapeur saturante en eau (Vapor Pressure Deficit), kPa.

---

### *Développement*

<b>OC<sub>L,W</sub></b>	Coefficient ontogénétique (Longueur et largeur).
<b>T<sub>b</sub></b>	Température seuil de développement ou de croissance, °C.
<b>T<sub>o</sub></b>	Température optimale de développement, °C.
<b>T<sub>c</sub></b>	Température maximale de développement, °C.
<b>TT</b>	Temps thermique calculé depuis l'émergence, °Cj.
<b>L</b>	Nombre de feuilles sur le maître brin.
<b>NLAT</b>	nombre de feuilles présentes au-dessus de la dernière talle apparue sur le maître-brin au moment de son émergence.
<b>LAR</b>	Vitesse d'apparition des feuilles une ramification (Leaf Appearance Rate), j <sup>-1</sup> .
<b>Fs ou SU</b>	Taux de remplissage des sites de tallage ('Site filling' ou 'Site Usage').
<b>T<sub>max</sub></b>	Nombre maximal de talles
<b>BVP</b>	Phase juvénile de développement insensible à la photopériode.
<b>PSP</b>	Phase végétative sensible à la photopériode.
<b>IP</b>	Initiation paniculaire.

---

***Croissance, biomasse et rendement***

<b>SDM</b>	Matière sèche aérienne (Shoot Dry Matter), g.plant <sup>-1</sup> ou g.m <sup>-2</sup> .
<b>RGR</b>	Taux relatif de croissance (Relative Growth Rate, $(\ln \text{SDM}_2 - \ln \text{SDM}_1) / (t_2 - t_1)$ ), g.g <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> .
<b>RTR</b>	Taux relatif de tallage (Relative Tillering Rate, $(\ln \text{NT}_2 - \ln \text{NT}_1) / (t_2 - t_1)$ ), talles.talle <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> .
<b>LA</b>	Surface foliaire.
<b>LAI</b>	Surface foliaire par unité de surface (Leaf Area Index).
<b>LER</b>	Vitesse d'allongement des limbes (Leaf Elongation Rate), mm.h <sup>-1</sup> .
<b>LED</b>	Durée d'allongement apparente (°Cj).
<b>SLA</b>	Surface foliaire spécifique (Specific Leaf Area).
<b>Y</b>	Rendement grain (t.ha <sup>-1</sup> ).
<b>Tr</b>	Quantité d'eau transpirée par un couvert au cours du cycle.
<b>WUE</b>	Effizienz d'utilisation de l'eau (g MS aérienne.g <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O).
<b>HI</b>	Indice de récolte [ rapport grains / (grains + paille) ].
<b>f et R</b>	Photosynthèse et Respiration (g.j <sup>-1</sup> ).
<b>a</b>	Proportion de carbone allouée aux feuilles.
<b>ε<sub>b</sub></b>	Effizienz biologique de conversion du rayonnement (g.MJ <sup>-1</sup> PPFD).
<b>ε<sub>a (a, max)</sub></b>	Effizienz d'absorption du rayonnement (maximale).
<b>k</b>	Coefficient d'extinction du couvert.



# Sommaire

## Introduction

### Chapitre I :

#### Contexte, problématique et démarche

1. Les riz cultivés	3
2. La surface foliaire, relations avec la photosynthèse, la transpiration et le rendement	6
3. Mise en place de la surface foliaire	9
4. Objectif et démarche	24

### Chapitre II :

#### Leaf Area Dynamics and Components of Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) under Drought

1. Introduction	31
2. Material and methods	32
3. Results	35
4. Discussion	38
5. Conclusions	40

### Chapitre III :

#### Leaf Appearance and Extension Rates on Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) as Affected by Crop Development Stage and Environment

1. Introduction	45
2. Material and methods	46
3. Results and discussion	49
4. Conclusion	55

#### Leaf blade Dimensions and Area on Rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Relationships between Tillers and Main Stem

1. Introduction	60
-----------------	----

2. Materials and methods	61
3. Results	62
4. Discussion	63

## Chapitre IV :

### Simulation of Growth Effects on Morphogenesis in Rice (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) during Vegetative Development under Different Levels of Drought

1. Introduction	68
2. Materials and methods used in experiments	70
3. Modelling approach	72
4. Simulation results and discussion	77
4. Conclusion	83

## Chapitre V : Discussion

1. Principaux résultats et perspectives	85
2. Intégration dans un modèle de simulation de la surface foliaire	94

## Conclusion

## Références bibliographiques

## *Introduction*

A partir d'une aire de répartition mondiale, le riz est devenu la culture de base de nombreuses populations en Asie, en Amérique Latine et en Afrique. La diversité génétique intra- et interspécifique ainsi que les phases de sélection des riz cultivés ont permis à cette culture de conquérir des environnements édapho-climatiques contrastés (Huke, 1976), depuis le pluvial strict jusqu'aux riz flottants des deltas.

On peut considérer, à l'heure actuelle, que 20 millions d'hectares sont consacrés à la riziculture pluviale dans le monde. La répartition de cette superficie est variable en fonction des continents, prédominante en Afrique et en Amérique Latine elle ne représente que 8% des surfaces rizicoles en Asie (Greenland, 1997). Néanmoins, l'origine semi-aquatique du riz en fait une espèce particulièrement sensible aux périodes sèches pouvant intervenir en culture pluviale tout au long du cycle avec des modalités variées. Pluies erratiques de début de cycle, qui peuvent être préjudiciables lors de la phase d'installation de la culture d'autant que les semis précoces sont favorisés, périodes sèches au moment de l'initiation paniculaire ou lors de l'anthèse qui peuvent affecter considérablement la productivité en entraînant une stérilité des épillets ou un retard dans la floraison qui peut se dérouler alors sous des conditions hydriques limitantes (O'Toole, 1982; Pinheiro, 1989; Ekanayake et al., 1989; Boonjung et Fukai, 1996b; Fukai et al., 1999). Sous ces écologies contraignantes, la plante met en place à divers pas de temps des mécanismes physiologiques et morphologiques lui permettant de maintenir des états hydrique et trophique favorables. L'adaptabilité d'une variété de riz résultant de la conjugaison de nombreux caractères physio-morphologiques (Fukai et Cooper, 1995).

Pendant de nombreuses années les programmes de sélection se sont orientés sur la conception d'idéotypes de plante à haut rendement, basés sur des essais variétaux menés en station expérimentale et déconnectés des conditions réelles de culture. Ces schémas ont eu pour conséquence, dans de nombreuses situations, de ne pas prendre en considération la plasticité phénologique et morphologique pourtant avantageuse sous des conditions de culture limitantes et variables pour la croissance. Cette plasticité temporelle et physique, définie par l'amplitude de réponse d'une variété à un changement donné (climatique, cultural etc..), peut présenter des avantages agronomiques indéniables. A titre d'exemple, citons la forte compétitivité des *O. glaberrima* vis à vis des plantes adventices (Dingkuhn et al., 1999) ou la sensibilité à la photopériode de ces génotypes (Dingkuhn et Asch, 1999) leur permettant de réaliser leur cycle au cours de la période pluvieuse où l'occurrence de périodes sèches est relativement faible. La connaissance de ces interactions génotype-environnement apparaît, à l'heure actuelle, au cœur des programmes de sélection (Seguy et al., 1995; Jones et al., 1997).

La régulation des surfaces foliaires en réponse aux variations des conditions hydriques et climatiques est un phénomène plastique d'intérêt qui joue simultanément sur l'économie d'eau dans le sol et l'acquisition de carbone. L'analyse des facteurs génétiques et environnementaux qui président à la mise en place de la surface foliaire est une étape essentielle de caractérisation de la plasticité phénotypique et de la variabilité génétique. Les modèles mécanistes peuvent être utilisés comme outil d'évaluation, en terme d'intérêt agronomique, de cette diversité structurelle et fonctionnelle. Les organisations physique et temporelle des composantes de la surface foliaire peuvent être intégrées dans ces modèles, la plasticité devenant dès lors un paramétrage variétal permettant d'évaluer l'adaptabilité d'une variété à un milieu et à des situations culturales spécifiques.



the 'information' and 'communication' fields. The 'information' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'communication' field is defined as:

...the study of the processes of communication production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information science' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information studies' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information research' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information practice' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information policy' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information management' field is defined as:

...the study of the processes of information production, distribution, access, use and evaluation, and the study of the social, cultural, economic and political contexts in which these processes take place. (p. 10)

The 'information technology' field is defined as:



The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then presents a literature review of the existing research on the topic. The second part of the paper describes the methodology used in the study, including the data collection and analysis techniques. The third part of the paper presents the results of the study, and the fourth part discusses the implications of the findings. The paper concludes with a summary of the main findings and a list of references.

The research was conducted in a systematic and rigorous manner, following the principles of good research practice. The data was collected from a representative sample of the population, and the analysis was carried out using appropriate statistical methods. The results of the study are presented in a clear and concise manner, and the implications of the findings are discussed in detail. The paper is well-written and easy to read, and it provides a valuable contribution to the field of research.

The findings of the study have important implications for the field of research, and they provide a basis for further research. The research was conducted in a systematic and rigorous manner, following the principles of good research practice. The data was collected from a representative sample of the population, and the analysis was carried out using appropriate statistical methods. The results of the study are presented in a clear and concise manner, and the implications of the findings are discussed in detail. The paper is well-written and easy to read, and it provides a valuable contribution to the field of research.

The research was conducted in a systematic and rigorous manner, following the principles of good research practice. The data was collected from a representative sample of the population, and the analysis was carried out using appropriate statistical methods. The results of the study are presented in a clear and concise manner, and the implications of the findings are discussed in detail. The paper is well-written and easy to read, and it provides a valuable contribution to the field of research.

The findings of the study have important implications for the field of research, and they provide a basis for further research. The research was conducted in a systematic and rigorous manner, following the principles of good research practice. The data was collected from a representative sample of the population, and the analysis was carried out using appropriate statistical methods. The results of the study are presented in a clear and concise manner, and the implications of the findings are discussed in detail. The paper is well-written and easy to read, and it provides a valuable contribution to the field of research.

The research was conducted in a systematic and rigorous manner, following the principles of good research practice. The data was collected from a representative sample of the population, and the analysis was carried out using appropriate statistical methods. The results of the study are presented in a clear and concise manner, and the implications of the findings are discussed in detail. The paper is well-written and easy to read, and it provides a valuable contribution to the field of research.



## Chapitre I

### Contexte, problématique et démarche

<b>I. Les riz cultivés</b>	<b>3</b>
1. Origine et évolution	3
2. Aire de répartition	3
3. Leurs conditions d'utilisation et leurs caractéristiques	4
<b>II. La surface foliaire, relations avec la photosynthèse, la transpiration et le rendement</b>	<b>6</b>
<b>III. Mise en place de la surface foliaire</b>	<b>9</b>
1. Morphologie d'un plant de riz	9
1.1. Le phytomère ou unité élémentaire de l'architecture du riz	9
1.2. Les talles ou ramifications, nomenclature	9
2. Cadre d'analyse de la mise en place de la surface foliaire	10
3. Les composantes de la surface foliaire	11
3.1. Le nombre de feuilles	11
3.2. Le rythme d'émission des feuilles	12
3.2.1. Quantification du phyllochrone-Echelle de notation	12
3.2.2. Incidence du stade phénologique	13
3.2.3. Facteurs contrôlant le rythme d'émission des feuilles	13
3.3. Le rythme d'initiation des feuilles et la durée d'allongement	16
3.4. Le tallage	16
3.4.1. Synchronisme d'apparition des feuilles et des talles	17
3.4.2. Facteurs contrôlant le tallage	17
3.4.3. Principe et limites des modèles de tallage	18
3.5. Surface des limbes	20
3.5.1. L'expansion foliaire	20
3.5.2. La largeur maximale des limbes	23
<b>IV. Objectif et démarche</b>	<b>24</b>
1. Choix méthodologiques	24
1.1. Développement végétatif	24
1.2. Tallage	25
1.3. Vitesse d'allongement foliaire	25
2. Démarche expérimentale	25
3. Plan de la thèse	26

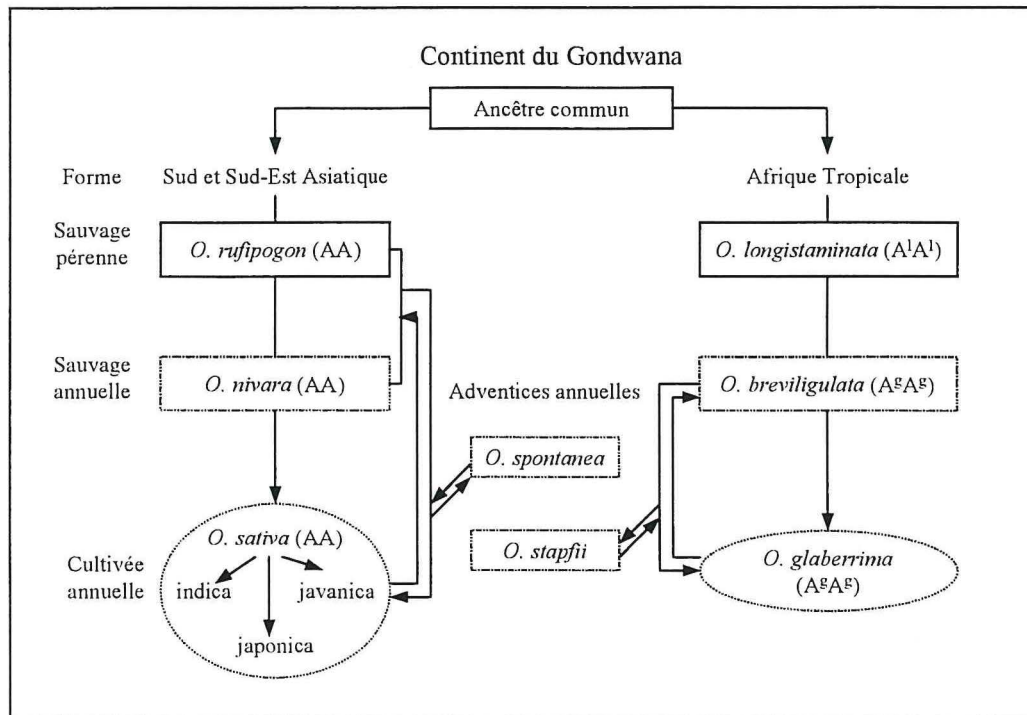


Fig. 1. Schémas évolutifs et relationnels des riz cultivés (*Oryza sativa* L. & *Oryza glaberrima* Steud.). Ligne: espèce pérenne; pointillé: espèce annuelle. A<sup>1</sup>A<sup>1</sup>, A<sup>g</sup>A<sup>g</sup>, AA désignation génomique et sub-génomique proposée par l'IRRI (1964). D'après Chang (1976).



## *Contexte, problématique et démarche*

### **I. Les riz cultivés**

Les riz cultivés sont des plantes monocotylédones, herbacées, annuelles de la famille des Poacées, tribu des *Oryzaea*, genre *Oryza*. D'un point de vue taxonomique on distingue deux espèces de riz cultivées, *Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud., définies respectivement par la morphologie de la ligule, courte ovale tronquée chez *O. glaberrima* et par l'insertion des épillets sur des axes au plus d'ordre II chez *O. glaberrima* contre III et IV chez *O. sativa* (Portères, 1956; Sato, 1993). Elles sont préférentiellement autogames et de base chromosomique  $2n = 24$ .

#### ***1. Origine et évolution***

Le riz est une des plus anciennes plantes vivrières cultivées. Des traces archéologiques ont été découvertes en Chine, en Inde et en Asie du Sud-Est, elles attestent de culture de riz 8000 ans avant notre ère (Chang, 1976; Higham, 1984; Shen-Xiang, 1994). Les continents Asiatiques et Africains ont été les lieux respectifs d'une domestication indépendante pour *O. sativa* à partir de formes annuelles d'*O. rufipogon* et pour *O. glaberrima*, à partir de l'espèce annuelle *O. breviligulata*, apparentée à *O. rufipogon* (Fig. 1) (Chang, 1976). Deux groupes génétiques ont émergé à partir d'une large ceinture s'étendant de l'Asie du Sud et du Sud-Est au Sud-Ouest de la Chine. Des formes annuelles différenciées de l'espèce sauvage parentale (*O. rufipogon*) ont donné les riz indica dans le sud de l'Himalaya et les riz japonica à l'est de l'Himalaya (Chang, 1976; Higham, 1989). Ce dernier sous-groupe a évolué pour donner les types japonica au sens strict et les types javanica. Quant à *O. glaberrima*, selon Portères (1950,1956) et Carpenter (1978), sa domestication plus récente serait issue du delta intérieur du fleuve Niger (Mali).

#### ***2. Aire de répartition***

A partir des divers centres de domestication, la zone de répartition d'*O. sativa* s'est rapidement étendue à l'ensemble de l'Asie, l'ouverture des grandes voies maritimes a favorisé son introduction sur les autres continents. De son côté, *O. glaberrima*, endémique du continent africain (Portères, 1956; Morishima et Oka, 1963), a été progressivement remplacé par *O. sativa*

## Types morphologiques

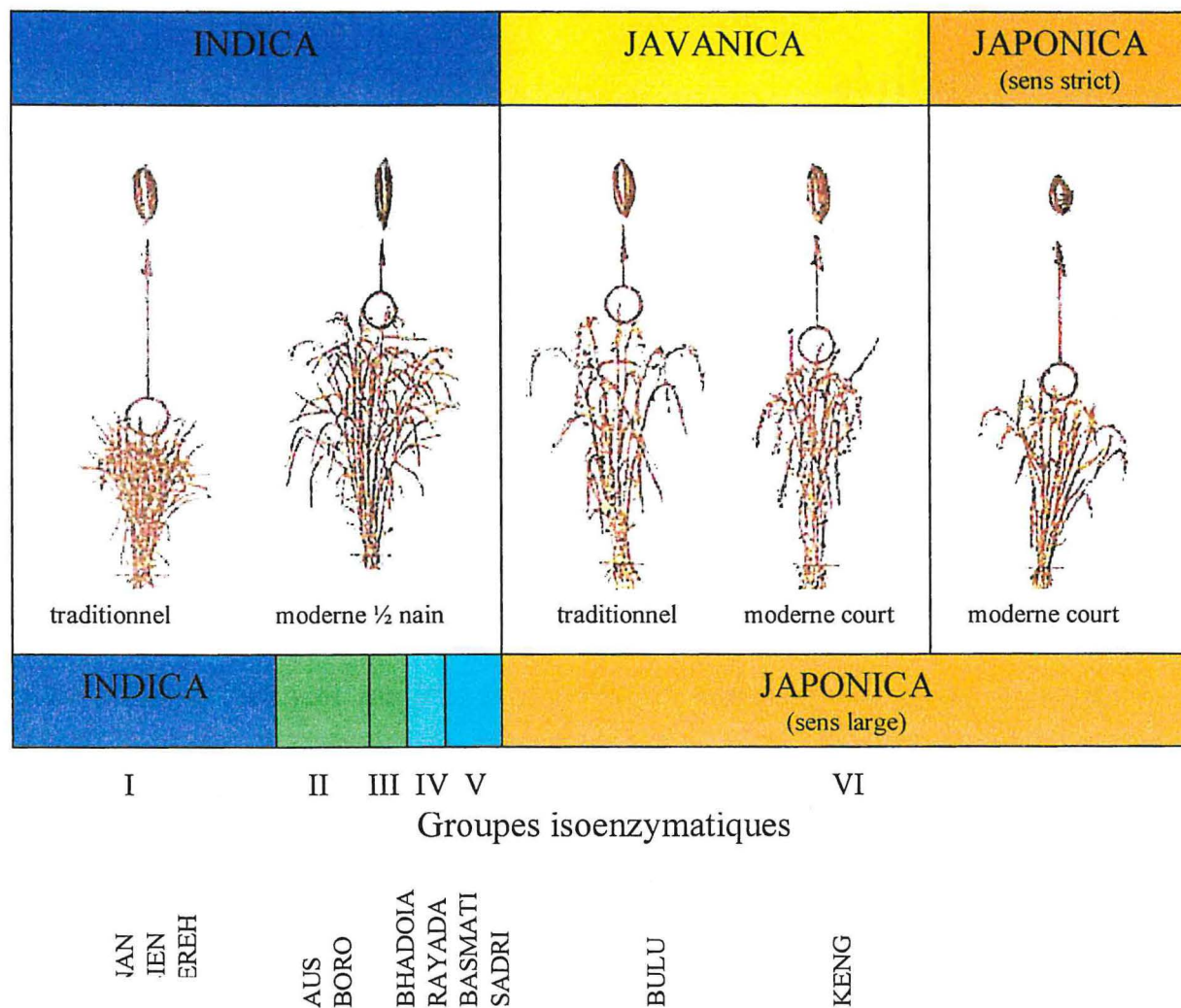


Fig. 2. Classification morphologique et génétique d'*Oryza sativa* L. D'après Jacquot et al. (1992).

en raison de la grande souplesse d'adaptation de cette dernière espèce et de la grande sensibilité à la verse et à l'égrenage d'*O. glaberrima* (Koffi, 1980; Clément et Koffi, 1987; Sato, 1993; Jones et al., 1997).

Au sein de l'espèce *O. sativa*, six groupes ont été mis en évidence par l'utilisation de la variabilité isoenzymatique (Second, 1982; Glaszmann, 1986). Deux groupes prédominent, à savoir le type indica (groupe I) et le type japonica (groupe VI) 'au sens large' comprenant les types morphologiques japonica et javanica (Fig. 2). Le groupe II correspond au type Aus, les autres groupes (III et IV) plus marginaux renferment les riz basmati et quelques types de riz adaptés à la submersion profonde.

### **3. Leurs conditions d'utilisation et leurs caractéristiques**

Le riz est une espèce semi-aquatique en ce sens qu'elle peut être cultivée avec submersion mais n'en dépend pas absolument. Une des principales particularités des espèces et des types variétaux de riz cultivés réside dans leur large adaptabilité vis à vis de conditions de cultures variant avec la nature du régime hydrique, la température, la latitude et l'altitude (Huke, 1976; Yoshida, 1981).

De nombreuses différences morphologiques peuvent être présentées que ce soit intra- ou inter-spécifiques, ces différences traduisant les adaptations spécifiques à l'environnement de culture. Les variétés flottantes présentent des facultés d'allongement des entrenœuds leur permettant d'atteindre des hauteurs de 4 m, les variétés modernes oscillant quant à elles entre 0.8 et 1.4 m (Katayama, 1993). Une description détaillée des types variétaux de riz cultivés a longtemps été basée sur des caractéristiques géographiques, écologiques (Matsuo, 1952; Oka, 1958; Sato, 1993) et morphologiques (Portères, 1956; Jacquot et Arnaud, 1979) (Tableau 1).

Cette diversité des riz cultivés repose sur des origines distinctes intra- (indica et japonica) et inter-spécifiques (*O. sativa*, *O. glaberrima*), sur la sélection de variétés présentant une adaptabilité de plus en plus large (latitude, altitude) et sur l'intensification de la riziculture dans les zones tempérées (japonica) et tropicales (indica). La révolution verte dans de nombreux pays asiatiques découle de cette nécessité d'intensification et des efforts de sélection menés par l'IRRI dans les années 60 pour l'amélioration des riz irrigués de type indica. L'utilisation d'un mutant naturel indica de taille demi-naine comme géniteur pour l'amélioration des riz irrigués a été à la base de cette révolution (Greenland, 1997). A l'opposé peu d'efforts ont porté sur l'amélioration de l'espèce *O. glaberrima* qui résulte de formes sauvages parentales de son ancêtre direct *O. breviligulata*. De nombreux caractères favorables méritent cependant d'être soulignés chez cette

**Tableau 1.** Centre d'origine et caractéristiques morphologiques des riz cultivés (*Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud.).

D'après Portères (1950); Chang (1976); Jacquot et Arnaud (1979); Sato (1993).

<i>Espèces et type variétaux</i>	<i>Oryza sativa</i> L.			<i>Oryza glaberrima</i> Steud.
	Ancêtre commun (Vallée du Yang-Tsé-Kiang, -8500 av. J.C.)			
	indica	japonica	javanica	
<i>Centre d'origine</i> (traces archéologiques les plus anciennes)	Inde et/ou Asie du Sud-Est (- 4500 – 5500 av. J.C.)	Népal-Inde-Buthan; Myanmar-Nord Laos-Chine (Yunnan) (- 4500 - 5500 av. J.C.)		Delta du fleuve Niger (- 1500 av. J.C)
<i>Biogénie d'origine</i>	aquatique	aquatique	pluvial	aquatique
<i>Zone de culture</i>	zone tropicale de basse altitude	zones subtropicales et tempérées	zone tropicale (ou aquatique aux Etats Unis)	Afrique de l'Ouest
<i>Morphologie</i>				
Port	érigé	érigé	retombant	retombant
Feuilles	étroites et peu longues, ligule longue	finés, ligule longue	longues et larges, ligule longue	intermédiaire et fines, ligule courte
Tallage	élevé	moyen	faible	élevé à exubérant
Système racinaire	superficiel, racines fines	superficiel, racines fines	puissant, racines épaisses	puissant, racines épaisses
Panicule	compacte, retombante	compacte, retombante	compacte, retombante	dressée, très peu ramifiée, égrenage spontané
Epillets	insertion sur des axes d'ordre III et IV	insertion sur des axes d'ordre III et IV	insertion sur des axes d'ordre III et IV	insertion sur des axes au plus d'ordre II
Grains	Long et effilé	grain court et arrondi	longs et large	grain arrondi, dormance

dernière espèce, en particulier sa vigueur végétative précoce, son tallage élevé voir exubérant, sa tolérance à de nombreux stress biotiques et abiotiques ainsi que ses qualités culinaires lui offrant une place de choix dans les systèmes de production traditionnels d'Afrique de l'Ouest (Carpenter, 1978; Koffi, 1980; Bezançon, 1993; Greenland, 1997).

Les cultures aquatiques reposent généralement sur des riz du groupe indica dans les régions tropicales et sur des riz du groupe japonica dans les régions subtropicales ou tempérées. *O. glaberrima* est utilisé aussi bien en culture aquatique qu'en culture pluviale, néanmoins les différenciations morpho-physiologiques sont moins nettes au sein de cette espèce que chez *O. sativa* (Ishii, 1995a).

Les cultures pluviales de riz représentent 17% de la superficie rizicole mondiale (Greenland, 1997). Ces surfaces sont néanmoins majoritaires en Afrique et en Amérique Latine (Brésil, Colombie, Vénézuëla) où elles représentent respectivement 45% et 55% des superficies (Greenland, 1997).

Les rendements obtenus en culture pluviale sont généralement faibles de l'ordre de 1 à 2 t.ha<sup>-1</sup>. Les périodes de sécheresse, pouvant intervenir avec des modalités variées tout au long du cycle, les déficiences minérales, la chute de la fertilité des sols, la pression des adventices et l'érosion sont à la base de ces faibles productivités (Greenland, 1997). Il faut mettre en exergue dans ce contexte les rendements élevés de l'ordre de 6 t.ha<sup>-1</sup> obtenus au Brésil sous des conditions tropicales humides et avec des systèmes de culture préservateurs de la fertilité des sols (système à base de semis direct sur couverture végétale) (Seguy et Bouzinac, 1998).





## II. La surface foliaire, relations avec la photosynthèse, la transpiration et le rendement

Dès 1977, Monteith a établi les bases du concept de rendement énergétique, la matière sèche produite est une fonction linéaire de l'énergie solaire interceptée par le couvert :

$$\sum MS_j = \sum (\varepsilon_b) * (\varepsilon_a * PPFD_0) \quad \text{Équation 1}$$

- ♦  $MS_j$ , matière sèche totale aérienne produite le jour  $j$  ( $\text{g.m}^{-2}$ );
- ♦  $\varepsilon_b$ , efficacité de conversion du rayonnement absorbé ( $\text{g de MS.MJ}^{-1}$  de PPFD absorbé);
- ♦  $\varepsilon_a$ , efficacité d'absorption de la radiation par le couvert;
- ♦  $PPFD_0$ , rayonnement photosynthétique actif incident (rayonnement utile à la photosynthèse).

L'utilisation de ce concept, dans l'analyse de la croissance en matière sèche, s'est généralisée à de nombreuses cultures (Gallagher et Biscoe, 1978; Warren Wilson, 1981; Bonhomme et al., 1982; Varlet-Grancher et al., 1982). Les résultats de Gosse et al. (1986) et Kiniry et al. (1989) mettent en évidence des différences marquées entre espèces et plus particulièrement entre  $C_3$  et  $C_4$ . Le riz ne fait pas exception à cette règle et une relation directe existe entre le cumul du rayonnement photosynthétique actif absorbé par le couvert et le taux de production de matière sèche (Milthorpe et Moorby, 1979; Wilson et Jamieson, 1984; Charles-Edwards et al., 1986). L'efficacité d'utilisation de la radiation en cours de cycle a été calculée à  $2.2 \text{ g.MJ}^{-1}$  PPFD intercepté (Kiniry et al., 1989; Horie et Sakuratani, 1985 cité par Thomas et Muchow, 1999). La fraction de rayonnement interceptée est corrélée positivement à la surface foliaire (Sato et Kishida, 1971; Kanda, 1975), l'efficacité d'interception de ce couvert est décrite par l'équation suivante:

$$\varepsilon_a = \varepsilon_{a,\max} * (1 - e^{-kLAI}) \quad \text{Équation 2}$$

- ♦  $\varepsilon_{a,\max}$ , efficacité d'absorption maximale d'un couvert de riz (0.88) (Hayashi, 1966; Kanda, 1975; Ishii, 1995b).
- ♦  $LAI$ , 'Leaf Area Index' ou surface foliaire active par unité de surface au sol;
- ♦  $k$  est le coefficient d'extinction, fonction des propriétés optiques et géométriques des feuilles, variant entre 0.4 et 0.55 dans le PAR (Hayashi, 1972; Ishihara et al., 1987).

Si la surface foliaire mise en place dirige la capacité de croissance, elle dirige dans le même temps la consommation d'eau. Les processus qui président à l'acquisition et à la valorisation sous forme de grains de la ressource en eau sont à la base des différenciations variétales. Ils peuvent être présentés : i) par la capacité d'absorption de l'eau d'une culture, ii) par la transformation de l'eau absorbée en assimilats, iii) par la transformation de ces assimilats en grains. Passioura et al. (1993) ont exprimé ainsi le rendement non plus en fonction d'un rayonnement reçu mais d'une quantité d'eau transpirée :

$$Y = Tr * WUE * HI$$

Équation 3

- ♦ Y, rendement grain (t.ha<sup>-1</sup>);
- ♦ Tr, la quantité d'eau transpirée par un couvert au cours du cycle;
- ♦ WUE, efficacité d'utilisation de l'eau (g MS aérienne.g<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O);
- ♦ HI, indice de récolte [rapport grains / (grains + paille)].

En absence de plantes adventices, la quantité d'eau transpirée par une culture dépend de la somme des précipitations et du stock d'eau présent dans le sol au semis. Une relation étroite existe chez le riz entre la surface foliaire par unité de surface au sol (LAI) et l'évapotranspiration d'un couvert de riz (Hirasawa, 1995). La transpiration augmente graduellement avec la dynamique de la croissance foliaire et diminue lors du remplissage des grains (Tomar et O'Toole, 1980). L'efficacité d'utilisation de l'eau, définie par le rapport de la biomasse aérienne sur la quantité d'eau transpirée, présente des différences intra- et inter-spécifiques mineures chez le riz (Jodo, 1995). L'indice de récolte dépend, entre autre, de la proportion relative de biomasse pré et post-anthèse et de la remobilisation des assimilats pré-anthèse vers la croissance des grains (de Raïssac, 1992). L'avantage comparatif des variétés modernes de riz, par rapport aux variétés traditionnelles, réside dans un indice de récolte généralement plus élevé (Austin et al., 1980; Takeda et al., 1983; Evans et al., 1984; Fukai et al., 1999). A l'opposé, au sein des variétés récentes, les variations de rendements reposent principalement sur les variations de production de matière sèche de l'initiation paniculaire à la maturité physiologique (Akita, 1989; Amano et al., 1993; Ying et al., 1998). Chez le riz, le nombre d'épillets par unité de surface est reconnu comme le premier déterminant de la productivité (Fischer, 1983; Kropff et al., 1994a). Cette composante est corrélée à l'accumulation de matière sèche de l'initiation paniculaire à la floraison (Kropff et al., 1994a), le remplissage des grains dépendant de l'accumulation de biomasse de la floraison à la maturité (Yoshida, 1981; Yamaguchi et Tanaka, 1995).

Les démarches présentées ci-dessus soulignent le rôle clef du LAI. D'une part, la surface foliaire détermine l'accumulation de biomasse à l'anthèse, qui est corrélée positivement au rendement potentiel de la culture et, d'autre part, la surface foliaire a une incidence sur l'indice de récolte en définissant l'équilibre hydrique avant et après le stade reproductif. En effet, une croissance foliaire rapide en début de cycle, ou une floraison tardive, peuvent être préjudiciables



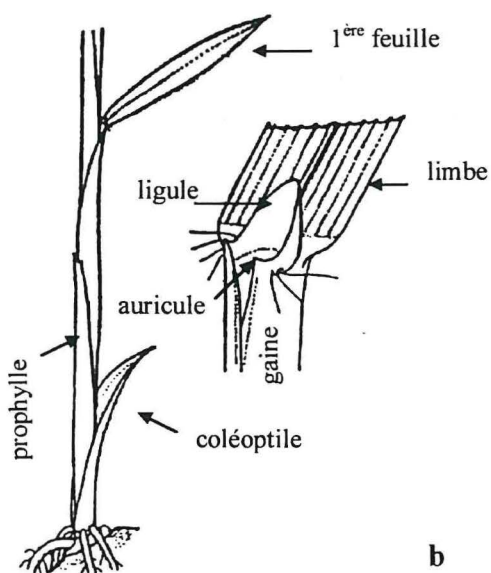
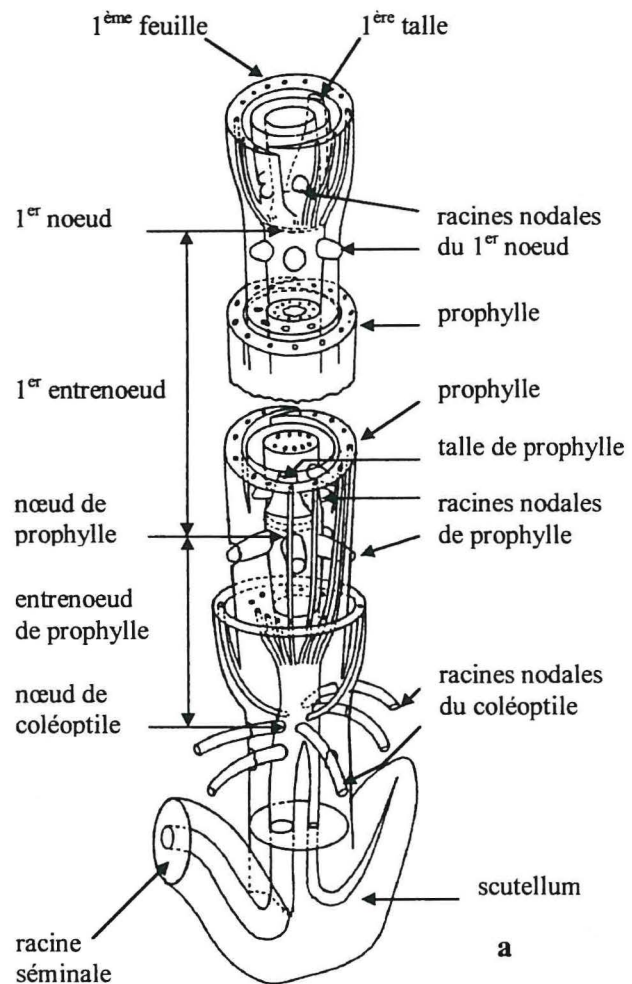
lors de l'anthèse si le stock d'eau restant est insuffisant. Inversement, une variété à croissance foliaire modérée, ou une anthèse précoce, entraîneront une économie d'eau avec toutefois en corollaire une baisse concomitante du rendement potentiel (Fischer, 1979). La mise en place de la surface foliaire apparaît comme le déterminant principal de l'adaptabilité d'une variété sous des conditions climatiques et hydriques fluctuantes.

De nombreux modèles ont été développés afin de prédire l'évolution de la surface foliaire au cours du cycle. Les modèles de développement et de croissance proposés chez le riz, estiment l'accroissement du LAI un jour donné ( $\Delta LA / \Delta t, cm^2.j^{-1}$ ) à partir de la disponibilité en assimilats (différence entre photosynthèse  $f$  et respiration  $R$ , en  $g.j^{-1}$ ), de la proportion de carbone allouée aux feuilles ( $a, g.g^{-1}$ ) et de la surface foliaire spécifique (SLA,  $cm^2.g^{-1}$ ); ces deux derniers termes étant définis en fonction du stade phénologique :

$$\Delta LA / \Delta t = (f - R) * a * SLA \quad \text{Équation 4}$$

Cette approche est commune à de nombreux modèles développés chez le riz (MACROS, Penning de Vries et al. (1989); CERES-Rice, Ritchie et al. (1986); DSRICE, Caton et al. (1999); INTERCOM et ORYZA1 Kropff et al. (1992), Kropff et al. (1994b), Bastiaans et al. (1997)) et chez d'autres céréales (Birch et al., 1990; Alagaraswamy and Ritchie, 1991; Maas, 1993; Hammer and Muchow, 1994; Jamieson et al., 1998a, b). Ces modèles ont démontré leur robustesse dans un contexte de recherche agronomique, en particulier dans une optique prédictive du rendement potentiel pour un environnement donné ou sous d'autres conditions culturales et climatiques. Ce type de modèle considère un couvert végétal comme une structure homogène, il ne peut rendre compte de la plasticité phénologique et morphogénétique de ce couvert en raison de l'absence d'identification des différentes structures (individus ou talles) le composant. Dans cette optique, Gillet et al. (1984) ont proposé un schéma global de croissance des graminées fourragères qui stipule que la structure d'un couvert est définie par la demande et par les règles d'allocation des assimilats entre les différents organes en réponse à leur environnement et à leur ontogenèse. On considère dès lors 'un peuplement comme une structure hétérogène composée d'une collection d'individus interagissant entre eux pour les ressources' (Fournier et Andrieu, 1999). Une analyse fine, à l'échelle de l'individu, des différentes composantes du LAI est nécessaire afin de mettre en évidence les composantes sur lesquelles reposent cette variabilité structurelle (Lemaire, 1995).

Fig. 3. a) Présentation schématique des premiers phytomères d'un plant de riz. b) Morphologie d'une feuille de riz D'après Hoshikawa (1993).



### III. Mise en place de la surface foliaire

#### 1. *Morphologie d'un plant de riz*

##### 1.1. Le phytomère ou unité élémentaire de l'architecture du riz

La morphologie d'une tige de riz peut être conceptualisée comme un arrangement hiérarchique de sous-unités structurales (Klepper et al., 1982; Masle-Meynard et Sebillotte, 1982; Moore et Moser, 1995). Une ramification, ou tige, résulte de la réitération de structures élémentaires ou phytomères, différenciées à partir d'un méristème apical unique. Un phytomère est composé d'un nœud, d'un entrenœud et comprend : la feuille, le bourgeon axillaire, les racines (McMaster et al., 1991; Wilhelm et McMaster, 1995) (Fig. 3a, b). La tige principale, ou maître-brin (MB), de hauteur variable présente un port érigé ou retombant dont les feuilles présentent une phyllotaxie alterne. Les dimensions des limbes et le nombre final de feuilles sur le MB (10 à 18) sont variables et dépendent de facteurs génétiques et environnementaux (Kitano et al., 1993; Nemoto et al., 1995). Suite à l'initiation paniculaire (IP) les entrenœuds des derniers phytomères s'allongent, provoquant la croissance de la tige et la montaison du méristème apical depuis la base jusqu'au sommet (Yoshida, 1981). Des racines nodales peuvent être émises à partir des nœuds et des entrenœuds et ce jusqu'au début de l'allongement de ces derniers (Nemoto et al., 1995).

##### 1.2. Les talles ou ramifications, nomenclature

Des ramifications ou talles sont susceptibles de se développer à l'aisselle des feuilles du MB ou d'autres talles, à partir d'un bourgeon axillaire (Hanada, 1982). Les talles qui émergent au niveau des feuilles du MB sont nommées talles primaires (I). Une talle primaire, peut également présenter à l'aisselle de chacune de ses feuilles une talle, identifiée alors comme talle secondaire (II). Le tallage débute généralement à l'émergence de la quatrième feuille complète (Katayama, 1951 cité par Hanada, 1993) et se poursuit au moins jusqu'à l'initiation paniculaire (Yoshida, 1981).

La morphologie des talles est comparable à celle du maître-brin. Le nombre de feuilles émises par talle dépend des facteurs environnementaux et du niveau d'insertion de cette ramification sur la talle mère.

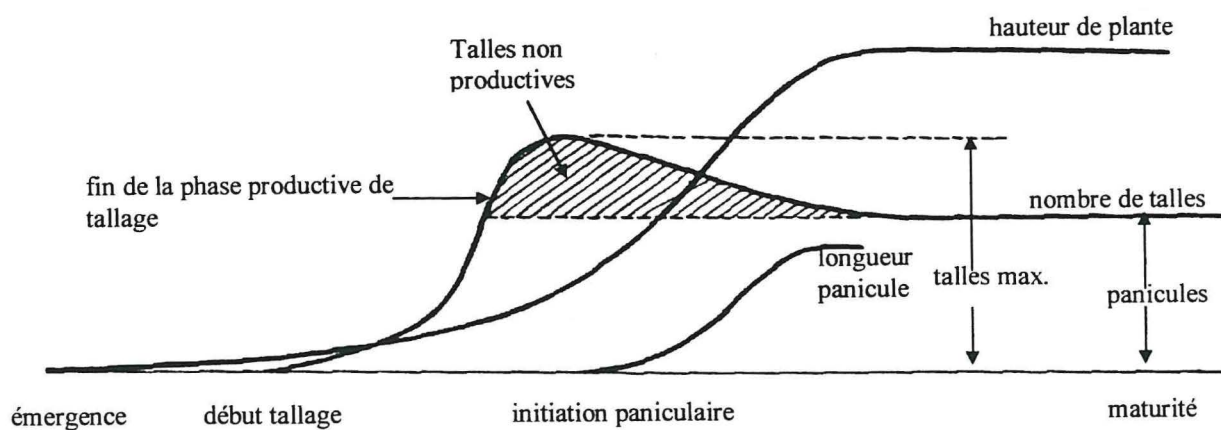


Fig. 4. Evolution du nombre de talles au cours du cycle. D'après Shiga (1982) cité par Tanaka et al. (1995).

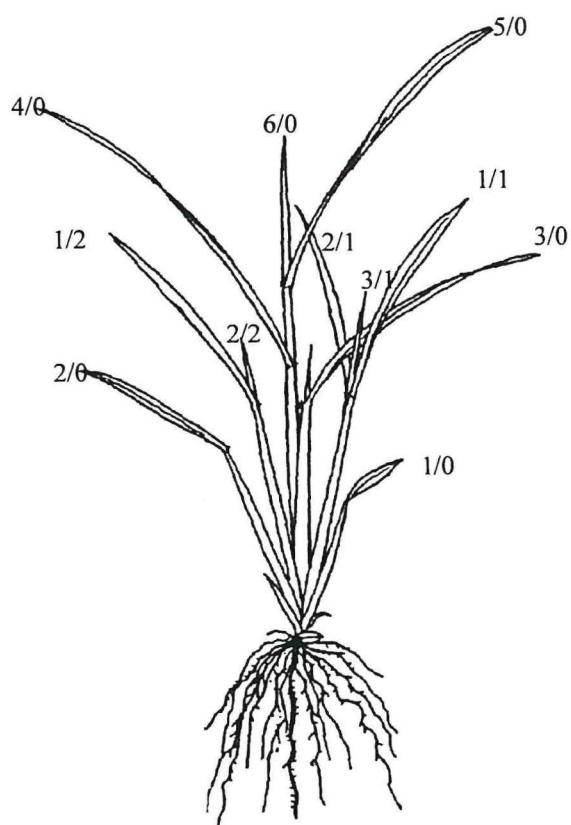


Fig. 5. Identification des feuilles et des talles d'un plant de riz. D'après Hanada (1993). Le numérateur correspond à la position de la feuille sur la ramification et le dénominateur à l'identification de la talle (0 maître-brin).

Chez le riz, le nombre de talles évolue de façon exponentielle au cours de la phase végétative. Au cours des stades précoces de développement ces axes végétatifs dépendent exclusivement de leur talle mère pour les assimilats, l'eau et les éléments minéraux. L'autotrophie est atteinte au stade 3 feuilles correspondant à l'émission des premières racines nodales au niveau du premier nœud (Sato, 1961; Hanada, 1995). Le flux d'assimilats entre le maître-brin et les talles est relativement déterminé. La majeure partie des assimilats des feuilles du maître-brin (65 %) est utilisée pour sa croissance, l'autre partie est allouée préférentiellement aux talles d'ordre primaire (30 %) et au sein de ceux-ci aux talles jeunes qui représentent des puits plus actifs. A l'opposé, la fraction d'assimilats destinée aux talles d'ordre II est relativement faible (5 %). Ce schéma se retrouve au niveau des talles d'ordre  $n$  ( $T_n$ ) qui hiérarchisent leurs assimilats de la façon suivante : ramification  $T_n$  (60 %) > talles  $T_{n+1}$  (24 %) > maître-brin (6%) et autres talles  $T_n$  (10%) (Wang et Hanada, 1982; Wada, 1995).

Avant anthèse le nombre maximal de talles est atteint et une dégénérescence de 20 à 50 % des talles au cours des derniers stades du développement s'en suit (Yoshida, 1981). Généralement les dernières ramifications qui émergent avortent n'ayant pas atteint, avant anthèse, le niveau d'autotrophie indispensable à leur développement. Si potentiellement, un plant de riz peut développer 100 talles, seulement une dizaine sera produite au champ. Cet écart est fonction de la densité de semis, du climat et de la conduite de la culture. L'arrêt du tallage ne dépend pas exclusivement du stade d'initiation paniculaire, considéré généralement comme le seul événement déclenchant (Robson, 1973 ; Yoshida, 1981; Hanada, 1982) (Fig. 4). La disponibilité des ressources apparaît comme le déterminant majeur du tallage.

L'identification des feuilles et des talles dans ce document sera donnée par la notation de Katayama (1951) cité par Hanada (1993) : i) la première feuille incomplète -absence de différenciation entre le limbe et la gaine- perforant le coléoptile portera l'identification  $p$  (prophyll). ii) une feuille est nommée par une fraction, le numérateur correspond à la position de la feuille sur la ramification et le dénominateur à l'identification de la talle. Par exemple,  $5/2$  correspond à la cinquième feuille de la talle primaire prenant naissance à l'aisselle de la deuxième feuille du MB. iii) le maître-brin est identifié comme ramification 0,  $1/0$  correspondant à la première feuille du MB (Fig. 5).

## ***2. Cadre d'analyse de la mise en place de la surface foliaire***

Un cadre d'analyse de la surface foliaire, développé chez de nombreuses graminées (Fig. 6), décrit, à l'échelle, d'un peuplement les événements foliaires successifs et la croissance des



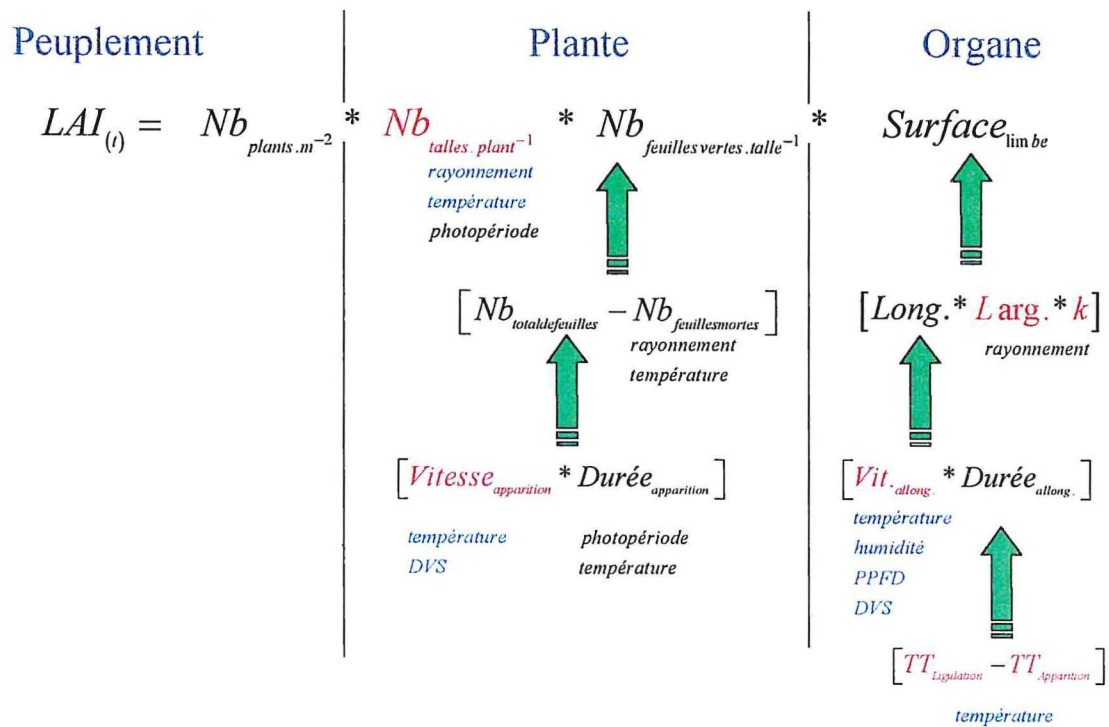


Fig. 6. Schéma d'élaboration de la surface foliaire chez le riz en conditions minérales et hydriques non limitantes. Trois échelles analytiques peuvent être présentées, à savoir le nombre de pieds par  $m^2$  (peuplement) le nombre de talles et le nombre de feuilles vertes à l'échelle de chaque individu et la surface individuelle des feuilles (organe). Nous avons analysé au cours de cette étude les composantes de la surface foliaire qui ont été rapportées en rouge ainsi que l'incidence des variables climatiques ou du stade de développement (bleu) sur ces composantes.

LAI : Leaf Area Index,  $Vit_{allong}$  : vitesse d'allongement foliaire,  $Durée_{allong}$  : durée d'allongement des limbes, Nb : nombre.

DVS : stade de développement, PPFD : rayonnement utile à la photosynthèse (Photosynthetic Photon Flux Density), TT : Thermal Time, Long. : longueur du limbe, Larg. : largeur maximale du limbe, k : pente de la relation surface des limbes fonction du produit longueur\*largeur.

limbes (Bonhomme, 1984; McMaster et al., 1991; Carberry et al., 1993; Hammer et al., 1993; Hammer et Muchow, 1994; Stewart et Dwyer, 1994; Lafarge, 1998). A partir de cette approche analytique un déterminisme “environnemental” (thermique, trophique...) et/ou génétique peut être proposé pour chaque composante de la surface foliaire.

Le LAI peut être calculé, à chaque instant, à partir de quatre composantes faisant référence à des échelles analytiques distinctes : le nombre de pieds par m<sup>2</sup> (peuplement); le nombre de talles et le nombre de feuilles vertes à l'échelle de chaque individu et la surface individuelle des feuilles (organe).

Le rythme d'émission des feuilles, la durée d'émission et la progression de la sénescence définissent l'évolution du nombre de feuilles vertes sur une ramification au cours du temps. A l'échelle d'un limbe, la surface dépend de la vitesse d'allongement (LER), de la durée d'allongement (LED), de la largeur maximale et du coefficient d'allométrie  $k$  reliant la longueur, largeur à la surface, très constant pour un génotype donné (Tivet, 1996).

Un état des lieux des différents déterminismes proposés pour les composantes de la surface foliaire chez des espèces de la famille des Poacées est présenté dans la partie qui suit.

### ***3. Les composantes de la surface foliaire***

#### **3.1. Le nombre de feuilles**

Généralement, l'incidence de la photopériode sur le rythme d'émission est négligeable (Kiniry et al., 1991; Miglietta, 1991a; Slafer et al., 1994), l'effet principal reposant sur le nombre final de feuilles (Warrington et Kanemasu, 1983b). Chez le riz, la durée de la phase végétative, précédant l'initiation paniculaire, est fonction du génotype (Vergara et Chang, 1985), de la sensibilité à la photopériode (Yoshida, 1983; Summerfield et al., 1992; Yin et al., 1997c; Dingkuhn et Asch, 1999) et des conditions thermiques (Yin et Kropff, 1996; Yin et al., 1997a; Sié et al., 1998b; Sié et al., 1998a; Sié et al., 1998c). Cette durée est minimale pour une photopériode égale à la photopériode critique (12 h) et s'allonge pour des photopériodes supérieures à ce seuil (Vergara et Chang, 1985). Malgré une forte sensibilité du riz à la photopériode, une phase d'insensibilité, appelée *phase juvénile* ou *phase pré-inductive* (BVP, Basic Vegetative Phase) (Vergara et Chang, 1985; Roberts et Summerfield, 1987) est observable en début de cycle. Fonction de la variété, sa durée peut s'étendre de 10 à 85 jours (Vergara et Chang, 1985; Dingkuhn et Miezán, 1995a). La BVP correspond à la période la plus courte entre l'émergence de la plante et l'initiation paniculaire (IP) (Fig. 7). Différentes méthodes peuvent être utilisées afin de définir ce passage au stade reproductif. Matsushima (1957) cité par Nemoto et al. (1995) proposent d'estimer IP, pour un matériel japonica, de l'apparition de la feuille

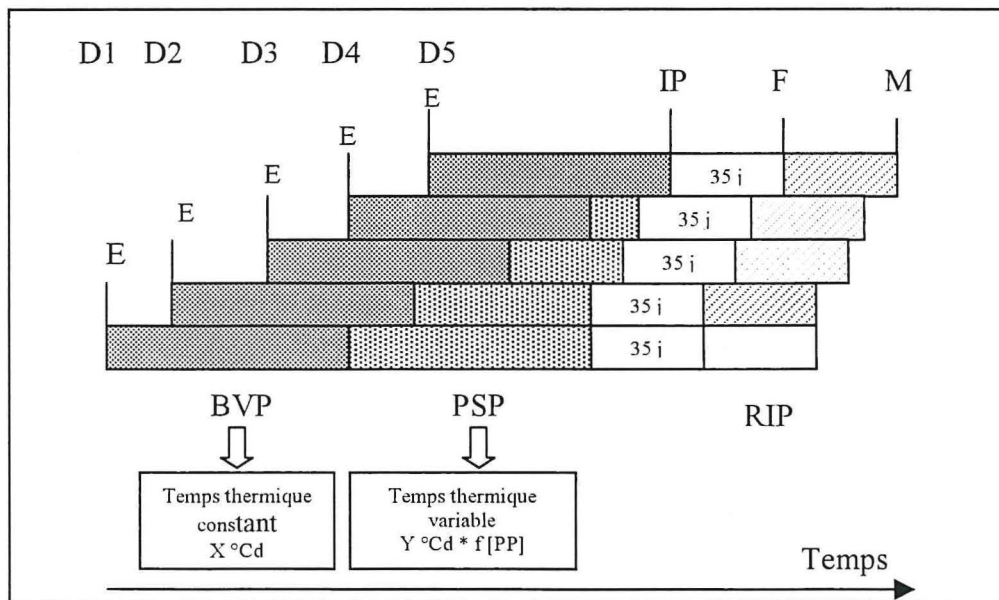


Fig. 7. Représentation schématique des différentes phases phénologiques d'une culture de riz en réponse à la photopériode (PP). Phase pré-inductive (BVP ou Basic Vegetative Phase), phase de sensibilité à la photopériode (PSP), phase reproductive constante de 35 jours et phase de remplissage des grains (RIP). Les stades respectifs de développement sont l'émergence (E), l'initiation paniculaire (IP), la floraison (F) et la maturité (M). D1 à D5 représentent les différentes dates de semis. D'après Vergara et Chang (1985); Dingkuhn et Asch (1999).

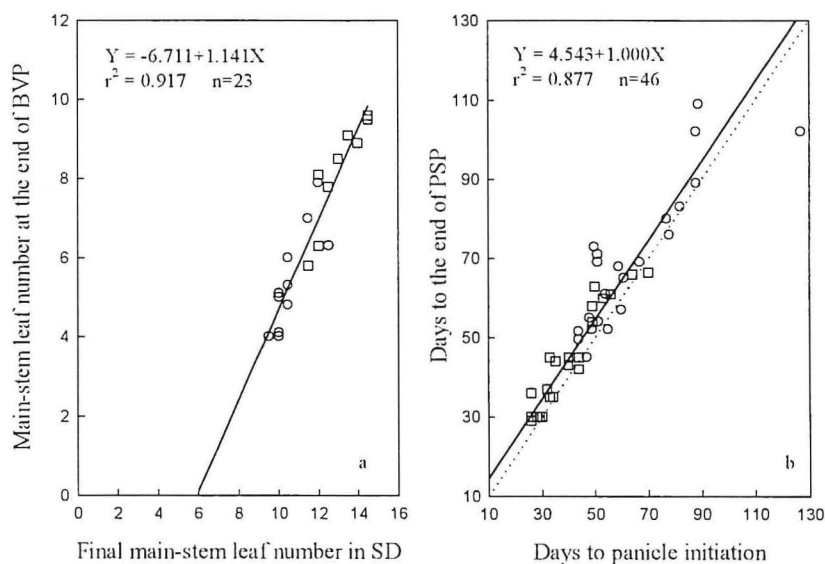


Fig. 8. a) Relation entre le nombre de feuilles émises à la fin de la phase pré-inductive (BVP: Basic Vegetative Phase) et le nombre final de feuilles sur le maître-brin pour des conditions de jours courts (SD). (carré: *O. sativa* type indica; cercle: *O. sativa* type japonica). b) Comparaison entre le nombre de jours du semis à la fin de la période de sensibilité à la photopériode (PSP) et le nombre de jours du semis à l'initiation paniculaire sous des conditions de jours courts (carré) et de jours longs (cercle). Pointillé: droite 1:1, la ligne pleine représente la droite de régression. D'après Yin et al. (1997b).



paniculaire – 3 (4) phyllochrones. Vergara et Chang (1985) définissent l'initiation paniculaire 35 jours avant floraison. Yin et al. (1997b) établissent une relation linéaire entre le nombre de feuilles à la fin de la BVP et le nombre final de feuilles sur le MB (Fig. 8a). Dans cette dernière étude, ces auteurs mettent en évidence que les matériels indica présentent une BVP plus longue que les variétés du type japonica. Si les conditions photopériodiques ne permettent pas l'induction de l'initiation paniculaire, cette phase se trouve prolongée par une phase de sensibilité à la photopériode à la fin de laquelle l'induction florale prendra place (PSP) (Vergara et Chang, 1985). Suite à l'initiation paniculaire cette phase de sensibilité se prolonge de 4 à 5 jours (Yin et al., 1997c; Yin et Kropff, 1998) (Fig. 8b). Le nombre final de feuilles est fixé à IP (Miglietta, 1991a; Ritchie et NeSmith, 1991), il s'ensuit une phase d'insensibilité à la photopériode de la fin de la PSP à la floraison. Récemment, Yin et al. (1996) ont montré que la durée de la PSP est également influencée par les variations thermiques diurnales.

### 3.2. Le rythme d'émission des feuilles

Le phyllochrone ( $j^{-1}$  ou  $^{\circ}Cj$ ) est défini comme l'intervalle de temps séparant l'apparition de deux feuilles successives sur un axe (Wilhelm et McMaster, 1995). L'apparition des feuilles est étroitement liée au développement du méristème apical (Hay et Kemp, 1990; Kirby, 1990). En réponse à son environnement, l'organogenèse peut être définie à partir du taux d'initiation des ébauches foliaires et florales (Baker et Gallagher, 1983a, b; Malvoisin, 1984; Kirby et Perry, 1987; Delécolle et al., 1989) et évaluée à partir du phyllochrone ou du rythme d'apparition des feuilles ( $LAR$ ,  $j^{-1}$  ou  $^{\circ}Cj^{-1}$ ) (Hay et Kemp, 1990; Kirby, 1990; Wilhelm et McMaster, 1995). L'occurrence de stades phénologiques clefs tels que l'initiation paniculaire, la formation des épillets et la floraison dépend du rythme d'émission et du nombre final de feuilles sur le maître-brin (Matsushima, 1957 cité par Nemoto et al., 1995; Allen et al., 1973; Vincourt, 1984; Miglietta, 1991b).

#### 3.2.1. Quantification du phyllochrone-Echelle de notation

L'indice de Haun (1973) fait référence au nombre de feuilles déployées (NFD) auquel est additionné le rapport entre la longueur du limbe de la feuille en croissance (LLC) et la longueur du limbe de la dernière feuille déployée (LDF).

$$\text{Haun} = \text{NFD} + \left( \frac{\text{LFC}}{\text{LDF}} \right) \quad \text{Équation 5}$$

Cet indice pose comme hypothèse que l'apparition de la pointe de la feuille ne précède pas l'apparition de la ligule de la feuille précédente. Des échelles de notation visuelle sont également

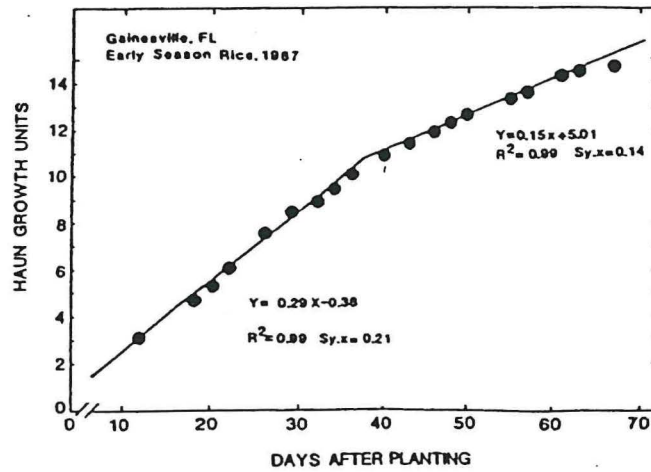


Fig. 9. Evolution de l'indice de Haun en fonction du nombre de jours après émergence. D'après Baker et al. (1990).

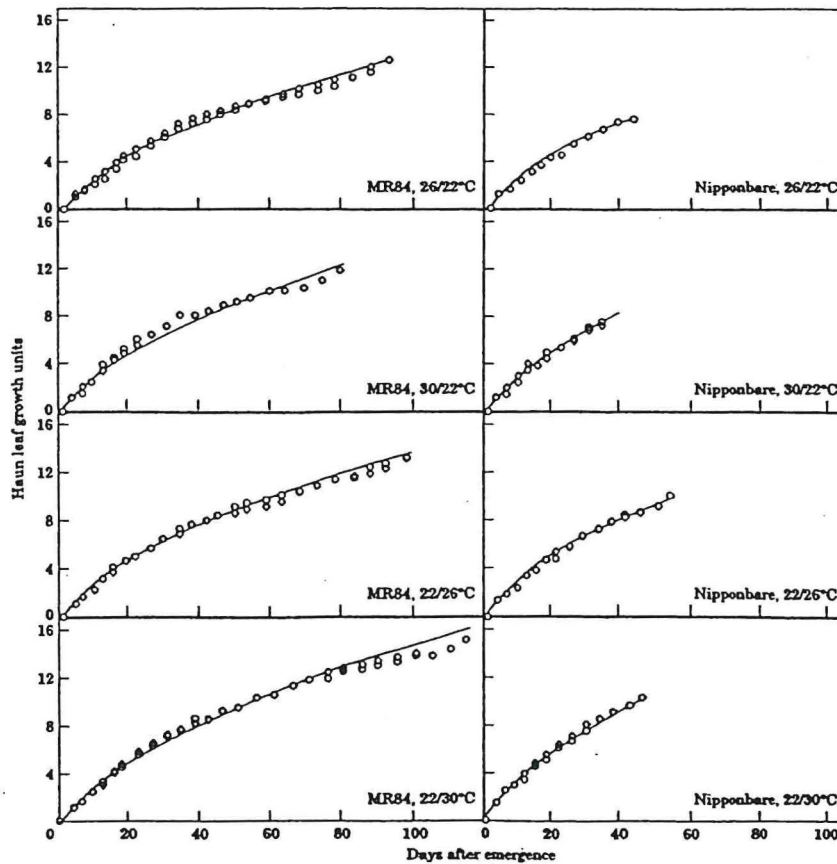


Fig. 10. Relation entre l'indice de Haun et le nombre de jours après émergence pour deux variétés de riz sous des conditions de température jour/nuit variables (2 répétitions). D'après Yin et Kropff (1996).

utilisées pour rendre compte du rythme de développement (Malvoisin, 1984). Dans de nombreuses situations les auteurs considèrent une feuille lorsque la pointe est visible (Tollenaar et al., 1979; Baker et al., 1980; Kirby et al., 1985b; Ellis et al., 1993); à l'opposé, Warrington and Kanemasu (1983a) et Muchow and Carberry (1990) prennent en compte une feuille seulement lorsque la ligule est apparente.

### 3.2.2. Incidence du stade phénologique

Tollenaar et al. (1979), Thiagarajah and Hunt (1982) et Cao and Moss (1989b) ont proposé, sous des conditions contrôlées, un modèle linéaire entre le nombre de feuilles émises et le nombre de jours depuis l'émergence. A l'opposé d'autres auteurs soulignent une réduction du rythme d'émission des feuilles lors de la transition entre le stade végétatif et reproductif, comme l'initiation paniculaire (Katayama, 1951; Baker et al., 1990) (Fig. 9), l'allongement des entrenœuds chez le riz (Nemoto et Yamazaki, 1993) ou le stade apex 2 mm chez le blé (*Triticum aestivum*) (Baker et al., 1986; Hay et Delécolle, 1989; Takahashi et Nakaseko, 1994). Cette diminution progressive du rythme d'émission peut être une conséquence directe du stade phénologique. Miglietta (1991a) démontre que l'intervalle de temps nécessaire à un primordium foliaire pour s'allonger de la zone apicale jusqu'au sommet de la gaine de la feuille précédente augmente graduellement avec la position de la feuille, entraînant une diminution du rythme d'émission. Néanmoins, des résultats contradictoires sont présentés par Warrington and Kanemasu (1983a) en conditions contrôlées et au champ sur maïs (*Zea mays* L.) par Muchow and Carberry (1989). Ces auteurs mettent clairement en évidence une accélération du rythme d'émission avec la position de la feuille sur la tige. Chez le riz, Yin and Kropff (1996) et Gao et al. (1992) utilisent des modèles non-linéaires afin de décrire l'augmentation du nombre de feuilles en fonction de l'intervalle de temps après émergence (Fig. 10). Et ils démontrent, pour cette espèce, une décroissance du LAR en fonction du temps.

### 3.2.3. Facteurs contrôlant le rythme d'émission des feuilles

Le rythme d'émission des feuilles présente un fort déterminisme variétal (Ebata, 1990; Tivet, 1996; Sié et al., 1998b).

Réaumur (1735), cité par Durand (1969), a introduit le concept des sommes de températures et a suggéré que le temps nécessaire à l'accomplissement d'une phase serait plus correctement estimé à partir de la somme des températures moyennes journalières que du nombre de jours. La température est aujourd'hui considérée comme le déterminant principal du rythme d'émission (Warrington et Kanemasu, 1983a; Ritchie et NeSmith, 1991; Yin et Kropff, 1996). Chez le riz,



Yoshida (1981) met en évidence que l'apparition des feuilles est effective à partir de 12-13°C ( $T_b$ ) et qu'elle augmente jusqu'à 25-30°C ( $T_o$ ). Au-dessus de cet optimum, le rythme d'émission décroît pour s'annuler à une température critique proche de 35°C. La prédiction de la durée de développement d'une plante par le concept des sommes de températures fait référence au temps thermique (Gallagher, 1979; Jones, 1983). Le temps thermique, en degré jours ( $^{\circ}\text{Cj}$ ), est défini comme la somme des températures journalières au-dessus desquelles le processus de développement a lieu :

$$TT = \sum_{j=1}^n (T - T_b) \quad \text{Équation 6}$$

- ♦  $T$ , température moyenne journalière ( $^{\circ}\text{C}$ );
- ♦  $T_b$ , température seuil en dessous de laquelle le processus observé est stoppé ( $^{\circ}\text{C}$ );
- ♦  $n$ , nombre de jours considéré pour une phase de développement.

La température moyenne de l'air est généralement calculée à partir des maxima ( $T_X$ ) et minima ( $T_N$ ) journalier. Chez de nombreuses graminées tropicales, telles que le maïs, le mil (*Pennisetum typhoides*), le sorgho (*Sorghum bicolor*) et le riz, la température seuil de développement est généralement comprise entre 7 et 13°C (Yoshida, 1981; Ong, 1983a; Hesketh et Warrington, 1989; Hammer et al., 1993; Dingkuhn et Miezán, 1995b; Giauffret et al., 1995; Craufurd et al., 1998; Lafarge, 1998).

Une relation linéaire entre le nombre de feuilles émises et le temps thermique depuis l'émergence a été obtenue en conditions contrôlées et au champ (Gallagher, 1979; Baker et al., 1980; Klepper et al., 1982; Kirby et al., 1985b; White et al., 1990; Slafer et al., 1994). L'inverse de la pente de cette relation donne une estimation du phyllochrone, constant tout au long du cycle. A l'opposé, Cao and Moss (1989b) mettent en évidence que le phyllochrone augmente exponentiellement avec la température pour l'ensemble des variétés d'orge (*Hordeum vulgare* L.) et de blé testées. Tollenaar et al. (1979) et Warrington and Kanemasu (1983a) décrivent la relation entre le LAR et la température chez le maïs en utilisant une fonction polynomiale du troisième et quatrième ordre avec un optimum de température entre 30-35°C.

En raison de cette non linéarité, l'utilisation de la température moyenne, estimée à partir des  $T_X$  et  $T_N$ , dans le calcul du temps thermique pour estimer le développement soulève certaines interrogations (Shaykewich, 1995). Warrington et Kanemasu (1983a) et Yin et al. (1996) mettent en évidence, pour diverses variations de température nocturne et diurne mais de même valeur moyenne, que le LAR est fonction de l'amplitude de ces variations (Fig. 11). Il est donc suggéré de déterminer le temps thermique à partir des sommes horaires de températures, pondérées de la température seuil de développement (Jame et al., 1999).

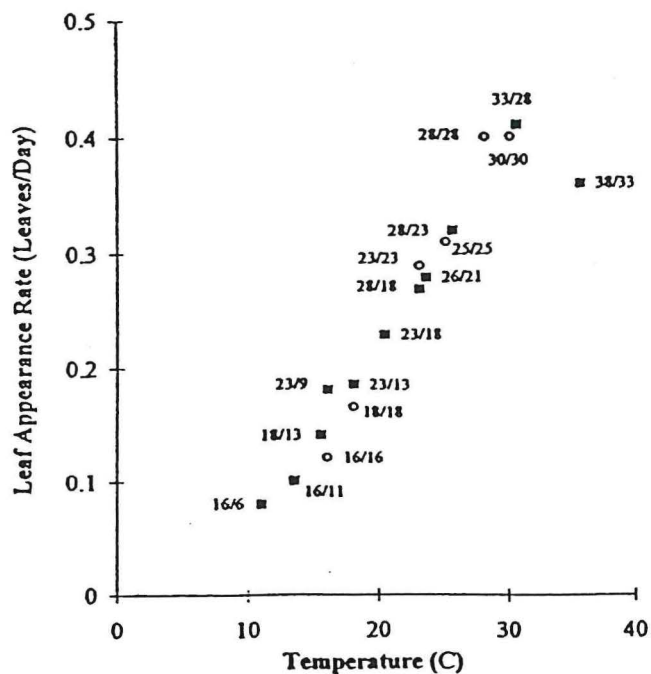


Fig. 11. Réponse du rythme d'émission des feuilles à la température journalière moyenne et aux variations de température diurne et nocturne chez le maïs. Le LAR à 23/9°C (température diurne et nocturne) est 40% plus élevé que à 16/16°C. Pour des températures supérieures à 20°C cette réponse est inversée, des régimes thermique 28/18°C et 33/28°C entraînent des LAR inférieurs aux conditions 23/23°C et 30/30°C. Ces différences correspondent à une réponse curvilinéaire du LAR à la température. D'après Warrington et Kanemasu (1983a).

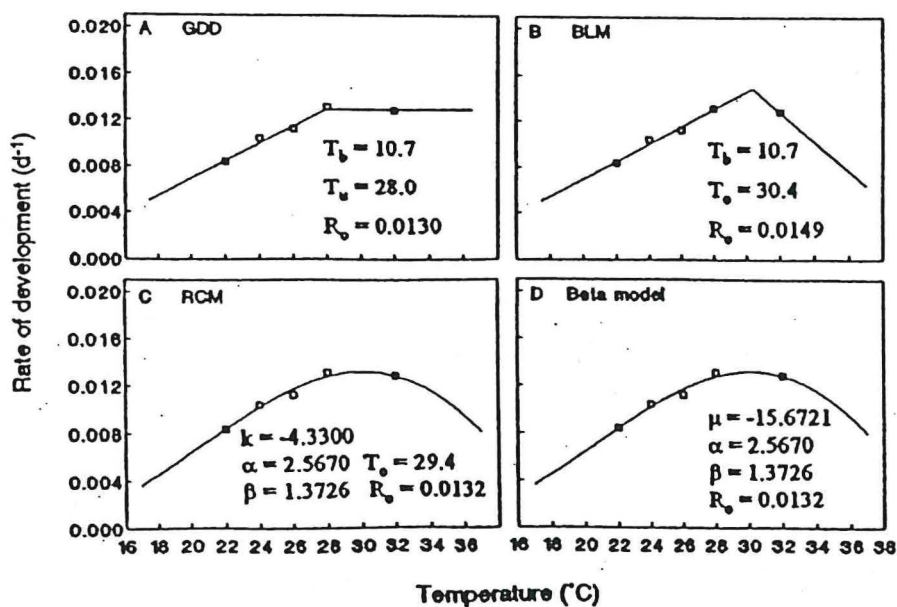


Fig. 12. Rythme d'émission des feuilles de l'émergence à la floraison chez une variété de riz (cv. IR8) sous 5 régimes thermiques constants. GDD (temps thermique), BLM (modèle bilinéaire), RCM (Rice Clock Model, Gao et al. (1992)), Beta Model (fonction Beta). D'après Yin et al. (1995).



De nombreux modèles non linéaires ont été proposés pour décrire cette relation entre le rythme d'émission des feuilles et la température (Fig. 12). Shaykewich (1995) souligne l'importance du choix de ce modèle afin de rendre compte du processus de développement. En effet, de nombreuses fonctions ne permettent pas d'estimer avec précision cette relation, en particulier pour une gamme de températures supérieure à la température optimale de développement (Coligado et Brown, 1975; Angus et al., 1981). Sié et al. (1998b) et Ellis et al. (1993) proposent d'utiliser une fonction quadratique susceptible de rendre compte de cette décroissance pour des températures élevées; néanmoins ce type de fonction donne une réponse symétrique et n'admet pas une inclinaison concave pour des températures proches de la température seuil de développement (Tollenaar et al., 1979). Yin et al. (1995) et Jame et al. (1999) suggèrent d'utiliser une fonction Beta, fonction non symétrique, permettant d'estimer plus précisément cette relation entre le rythme d'émission des feuilles et la température sur une gamme thermique plus large.

La température seuil et la réponse du LAR à la température varient en fonction des stades phénologiques. Les travaux de Sié et al. (1998a, b) sur riz et de Slafer et Savin (1991) sur blé mettent clairement en évidence ce phénomène. De même, Yin et Kropff (1996) et Ellis et al. (1993) montrent que l'optimum de température peut varier et qu'il est plus faible pour la phase reproductive que pour la phase végétative chez le riz. Cependant, Gao et al. (1992) optent pour une  $T_0$  commune pour ces deux phases.

Pour un génotype donné, le phyllochrone (en degré jours) varie en fonction des dates de semis et de la latitude (Kirby et al., 1985a; Cao et Moss, 1991). Kirby et Perry (1987) et Baker et al. (1980) font état d'une modification du phyllochrone en relation avec les conditions de photopériode à l'émergence. Néanmoins, d'autres études mettent en évidence l'absence de corrélation aussi bien en conditions contrôlées (Hay et Delécolle, 1989) qu'au champ (Baker et al., 1986). Les travaux de nombreux auteurs établissent que le rythme d'émission des feuilles dépend de l'offre en assimilats (qui dépend de la radiation) et de l'utilisation de ces assimilats (qui dépend de la température) (Masle et al., 1989; Kirby, 1995; Slafer et Rawson, 1995; McMaster et Wilhelm, 1997). Cao et Moss (1989a) démontrent l'action combinée de la température et de la photopériode et introduisent le rapport thermo/photopériode afin de quantifier cet effet sur le phyllochrone (Cao et Moss, 1989b).

D'autres facteurs environnementaux tels que le stress hydrique (Cutforth et al., 1992; Boonjung et Fukai, 1996b), l'alimentation minérale (Longnecker et al., 1993), l'intensité lumineuse (Gmeling Meyling, 1973; Birch et al., 1998b), la profondeur de semis (Kirby, 1993) et la compaction du sol (Masle et Passioura, 1987) ont un effet sur le phyllochrone des graminées. Néanmoins certains effets, comme une contrainte hydrique, résultent le plus souvent d'une



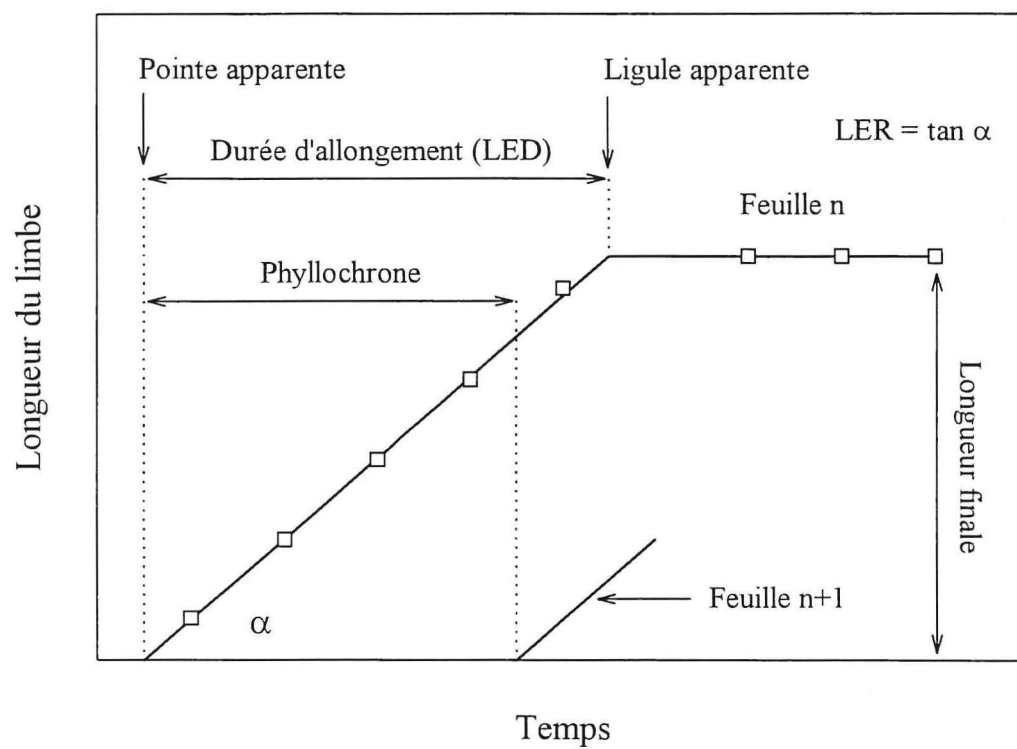


Fig. 13. Représentation schématique de l'allongement d'un limbe au cours du temps, relation entre le phyllochrone et la durée d'allongement apparente définie de l'émergence de la feuille à l'apparition de sa ligule. D'après Bos et Neuteboom (1998a).

mauvaise prise en compte de la température. De nombreux auteurs utilisent la température de l'air comme référence (Bauer et al., 1984; Hay et Delécolle, 1989; Cao et Moss, 1991; Kirby, 1992), mais les études de Kanemasu et al. (1975) mettent en évidence une meilleure adéquation du développement avec la température superficielle du sol ou de l'eau chez le riz irrigué (Dingkuhn et al., 1995). Au cours de la phase juvénile, précédant la phase d'allongement des entrenœuds, le site de perception de la température est situé au niveau des couches superficielles du sol (Beauchamp et Lathwell, 1967; Hay, 1978; Ong, 1983a). Le développement et la croissance sont donc sous l'influence des conditions thermiques de cette zone (Hay et Tunnicliffe Wilson, 1982), qui gouvernent la température de la zone méristématique (Kleinendorst et Brouwer, 1970). Suite à l'allongement des entrenœuds, le rythme d'émission est gouverné par la température de la canopée qui est proche de la température de l'air (Jamieson et al., 1995; Stone et al., 1999).

### 3.3. Le rythme d'initiation des feuilles et la durée d'allongement

Contrairement aux espèces *Triticum* (Kirby, 1990), *Zea* (Hesketh et Warrington, 1989; Ben Haj Salah, 1996) et *Sorghum* (Lafarge, 1998), le riz, au cours de sa phase végétative, présente un synchronisme entre l'initiation (plastochrone) et l'apparition de deux feuilles successives sur un axe, qui a pour conséquence un nombre constant de feuilles initiées au niveau de l'apex terminal (Nemoto et al., 1995; Pouvreau, 1996). Les observations histologiques de Kaufman (1959b) mettent en évidence que 5 plastochrones séparent l'initiation d'une feuille de l'apparition de sa ligule. La durée d'allongement apparente des limbes est étroitement liée au phyllochrone en raison du synchronisme de croissance et de développement qui lie deux feuilles successives sur une même ramification (Skinner et Nelson, 1995; Bos et Neuteboom, 1998a; Yin et Kropff, 1996) (Fig. 13).

### 3.4. Le tallage

Des variétés de riz à fort tallage peuvent être recensées principalement dans le groupe des indica, Aus et chez *O. glaberrima*, et des variétés à faible tallage, particulièrement dans le groupe des japonica. Cependant, pour un génotype donné, la variabilité observée dans l'expression du tallage souligne l'influence des facteurs du milieu.

### 3.4.1. Synchronisme d'apparition des feuilles et des talles

Dès 1951, Katayama a posé l'hypothèse d'une plante idéale pour laquelle une talle peut émerger à chaque nœud. Cet auteur a démontré que l'émergence des feuilles et des talles est synchrone à l'échelle de la plante, suggérant que le rythme d'apparition est identique entre ramifications. Cette régularité phyllochronique se retrouve chez de nombreuses graminées, tel que le blé (Masle-Meynard et Sebillotte, 1981; Klepper et al., 1982; Kirby, 1995), l'orge (Kirby, 1995) ou la fétuque (*Festuca arundinacea* Schreb.) (Skinner et Nelson, 1994c). Le nombre de talles émises, fonction du nombre de feuilles apparues sur le maître-brin, suit une suite de Fibonacci (Katayama, 1951; Davies, 1974; Masle-Meynard et Sebillotte, 1981; Boone et al., 1990). Ce synchronisme d'apparition des feuilles et des talles reflète le synchronisme de leurs initiations (Skinner et Nelson, 1994b, 1995). L'expression du tallage est de ce fait définie par la potentialité morphogénétique d'une variété à reproduire sa structure élémentaire et par les conditions de croissance du milieu.

En raison de cette synchronisation, le tallage dépend en premier lieu du rythme d'apparition des feuilles, qui détermine le taux de production des sites de tallage et, en second lieu, du taux d'utilisation de ces sites (Davies, 1974, site filling; Davies et Thomas, 1983; Zarrouh et al., 1984; Matsuba, 1988b; Neuteboom et Lantiga, 1989; Skinner et Nelson, 1992, site usage). Néanmoins, la séquence complète d'émission des talles, exprimée par ce modèle théorique, est rarement réalisée.

### 3.4.2. Facteurs contrôlant le tallage

La disponibilité des ressources, en particulier de l'eau (Ichwantoari et al., 1989; Lilley et Fukai, 1994; Cone et al., 1995; Belaygue et al., 1996; Boonjung et Fukai, 1996a; Wopereis et al., 1996), de l'azote (Kumura, 1955; Masle-Meynard, 1981; Ichwantoari et al., 1989; Hanada, 1993), les conditions radiatives (Mitchell, 1953; Friend, 1965; Kirby et Faris, 1972; Ong et Marshall, 1979; Lee et Cavers, 1981; Bubar et Morrison, 1984; Rickman et al., 1985; Marquez-Gomez, 1996; Tivet, 1996) et thermiques (Shibata et al., 1973; Kakizaki, 1991; Hanada, 1993; Bos et Neuteboom, 1998b) se révèlent être les déterminants principaux de l'expression du tallage chez de nombreuses espèces cultivées.

De nombreuses études soulignent également l'effet qualitatif de la lumière sur la morphogenèse (Casal et al., 1985; Deregibus et al., 1985; Davies et Simmons, 1994; Gautier et al., 1999). L'analyse de la dynamique de tallage chez le ray-grass (*Lolium multiflorum* Lam.) par Casal et al. (1985) met en évidence le rôle photo-morphogénétique du ratio rouge clair (R) /

## Doc. 1. Modèles de tallage

### 1. Modèles basés sur le rythme de développement des feuilles ou des talles

#### 1.1. Définition du tallage potentiel :

##### Modèles basés sur le rythme d'apparition des feuilles

Suite de Fibonacci (Fig. 14): (Katayama, 1951; Davies, 1974; Masle-Meynard et Sebillotte, 1981)

##### Modèle basé sur le rythme d'apparition des talles primaires

$$T_{\max} = 2^n$$

- ♦ n, position nodale de la dernière talle primaire (Matsuba, 1988b).
- ♦  $T_{\max}$ , nombre maximal de talles.

$$T_{\max} = 2^{(L - NLAT)}$$

- ♦ L, nombre de feuilles sur le maître-brin;
- ♦ NLAT, nombre de feuilles présentes au-dessus de la dernière talle apparue sur le maître-brin au moment de son émergence (Skinner et Nelson, 1992).

#### 1.2. Analyse du tallage réel

$$(1) \text{ Par rapport au rythme d'émission des feuilles: } F_s = \frac{RTR}{LAR} = \frac{\ln T_2 - \ln T_1}{L_2 - L_1} = \frac{\ln T_2 - \ln T_1}{\Delta t} * \frac{\Delta t}{L_2 - L_1}$$

- ♦  $F_s$ , site filling (nombre de talles.talle<sup>-1</sup>.phyllochrone<sup>-1</sup> du maître-brin) (Davies, 1974);
- ♦ RTR, taux relatif de tallage (talles.talle<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>);
- ♦ LAR, rythme d'émission des feuilles (j<sup>-1</sup>);
- ♦  $T_{1-2}$ , nombre de talles au temps  $t_2$  et  $t_1$ ;
- ♦  $L_{2-1}$ , nombre de feuilles sur le maître-brin aux temps  $t_2$  et  $t_1$ .

$$(2) \text{ Par rapport au tallage maximal: } SU = \frac{\ln T_2 - \ln T_1}{\ln(T_{\max 2}) - \ln(T_{\max 1})}$$

- ♦ SU, site usage (Skinner et Nelson, 1992);
- ♦  $T_{\max 2-1}$ , nombre de talles potentielles aux temps  $t_2$  et  $t_1$ . Le tallage maximal peut être estimé à partir du rythme d'émission des feuilles ou à partir du rythme d'émission des talles primaires (Matsuba, 1988b; Skinner et Nelson, 1992).

### 2. Modèle basé sur une régulation trophique du tallage (Schnier et al., 1990; Dingkuhn et al., 1991)

$$RTR = a * RGR + b$$

- ♦ RTR, taux relatif de tallage (talles.talle<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>);
- ♦ RGR, taux relatif de croissance (g.g<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>);
- ♦ a, b pente et abscisse à l'origine.



rouge sombre (FR). Une réduction de ce rapport, en relation avec les modifications spectrales lors du passage au travers de la canopée, et indépendamment de la disponibilité en rayonnement photosynthétique actif (PPFD), engendre une réduction de l'initiation des talles. Les résultats de Lauer et Simmons (1989) confirment ces observations, soulignant que les modifications relatives à la dynamique de tallage d'un peuplement d'orge apparaissent précocement, avant des effets d'ombrage ou une diminution des ressources hydriques et minérales. Les travaux de Lauer et Simmons (1985, 1988), sur orge, mettent également en évidence les modifications, en cours de cycle, d'allocation des assimilats entre le maître-brin et les talles. Lors du passage au stade reproductif, l'ouverture de nouveaux puits prioritaires, liés à l'allongement des entrenœuds et au développement de l'inflorescence modifient les règles de répartition des assimilats à l'échelle de la plante, entraînant l'avortement précoce des talles les plus jeunes.

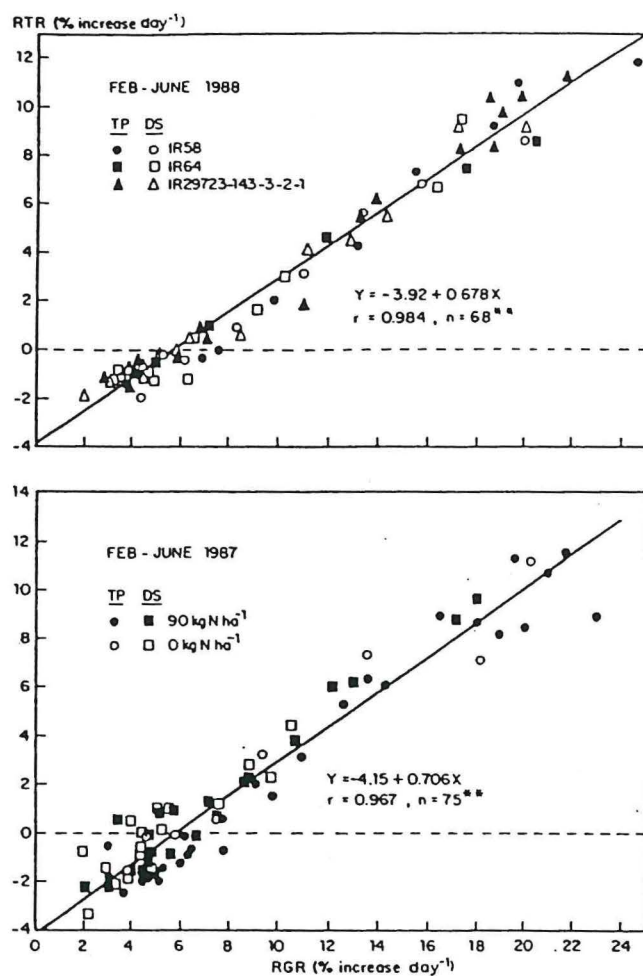
### 3.4.3. Principe et limites des modèles de tallage

Les modèles de tallage proposés diffèrent en fonction des espèces et/ou des règles de prédiction développées par ces auteurs (Doc. 1). Le principe de ces modèles repose (1) sur la définition du tallage potentiel (Katayama, 1951; Masle-Meynard et Sebillotte, 1981) et (2) sur l'analyse du tallage réel par rapport au rythme d'émission des feuilles (site filling, Davies (1974)) ou par rapport au tallage maximal (site usage, Skinner et Nelson (1992)).

Le modèle de Katayama (1951) et de Davies (1974) considère un rythme d'apparition des feuilles et des talles constant au cours du temps. Katayama (1951) prend en compte les talles de prophyllle, à l'exception de la talle de prophyllle du maître-brin et impose un décalage systématique de trois phyllochrones entre l'apparition d'une feuille et de la talle correspondante (Fig. 14). Par exemple, la première feuille de la talle primaire 1 apparaît à l'émergence de la quatrième feuille du maître-brin. Ce schéma de tallage est similaire au schéma proposé par Masle-Meynard et Sebillotte (1981b) chez le blé. La prise en compte de la talle de prophyllle à l'échelle du maître-brin nous conduit à un taux potentiel comparable aux résultats de Davies (1974) avec un tallage potentiel égal à  $0.48 \text{ talles.talle}^{-1}.\text{phyllochrone}^{-1}$  (site filling). Néanmoins, cette synchronisation entre l'apparition des feuilles du MB et les talles n'est pas toujours conservée, l'apparition des talles peut précéder l'apparition de la feuille de la talle mère correspondante (Skinner et Nelson, 1992; Tivet, 1996).

Bos et Neuteboom (1998b) ont présenté les différentes limites de ces modèles et la difficulté à interpréter les variations du taux de remplissage des sites de tallage (site filling) en cours de cycle. Celles-ci peuvent être liées : i) à des différences de phyllochrone entre les talles et le MB (Kirby et al., 1985b; Skinner et Nelson, 1992; Bos et Neuteboom, 1998b); ii) à l'absence de synchronisation entre les talles qui peut générer des erreurs dans le calcul du tallage max ( $T_{\text{max}}$ ) et donc une sur ou sous estimation du *site usage*. Ce dernier problème a été contourné

Fig. 15. Relation entre un taux relatif de tallage et un taux relatif de croissance pour des stades végétatifs de développement en fonction d'un repiquage ou d'un semis direct du riz. Saisons sèches 1987-1988. D'après Dingkuhn et al. (1991).





par Matsuba (1988b) qui a calculé le tallage potentiel à partir du rythme d'apparition des talles primaires. Skinner et Nelson (1992) ont amélioré ce dernier modèle en introduisant un paramètre permettant d'estimer le taux de synchronisation d'apparition des talles. Ce paramètre fait référence au nombre de feuilles présentes au-dessus de la dernière talle apparue sur le MB au moment de son émergence; iii) à l'absence d'identification des talles. Dans ce dernier cas la croissance foliaire peut être calculée seulement si la croissance des feuilles se développant au même stade est identique (Kemp, 1981); iv) à l'incidence du type de ramifications sur le *site usage*. Wang et Hanada (1982) et Hanada (1993) sur riz, Rickman et al. (1985) sur blé et Mitchell (1953) sur fétuque, ont mis en évidence que l'initiation des talles est plus élevée pour les talles primaires qui prennent naissance sur les nœuds supérieurs du MB et pour les talles d'ordre inférieur (talle I > talle II > talle III). Selon Bos et Neuteboom (1998b) la position du puits par rapport à la source et des demandes en assimilats différentielles en fonction du type de ramification pourraient expliquer ces variations. Les modèles de tallage développés par Skinner et Nelson (1992) et Neuteboom et Lantiga (1989) posent un autre problème, ils ne sont pas prédictifs. De plus, ils sont fortement influencés par le génotype et par les facteurs du milieu. Dans le cas du modèle de Skinner et Nelson (1992) des observations régulières sont nécessaires afin de rendre compte de la non synchronisation des talles.

Une régulation trophique du tallage a été suggérée par de nombreux auteurs (Langer et al., 1964; Honda et Okajima, 1970; Ong et Marshall, 1979; Peterson et al., 1982; Hanada, 1993). Les ramifications dépendent du maître-brin ou de la talle mère jusqu'au stade 3 feuilles correspondant à l'émission des premières racines nodales et à l'acquisition de l'autotrophie (Sato, 1961; Hanada, 1995). Le flux d'assimilats du maître-brin vers les talles est conséquent au cours de cette période (Lauer et Simmons, 1985). Bos et Neuteboom (1998b) suggèrent que la demande spécifique des talles pour leur initiation est fonction de l'ordre de celles-ci et de leur position par rapport à la source. D'autres auteurs se sont donc orientés sur des modèles prédictifs du tallage basés sur cette hypothèse d'une régulation trophique prépondérante. Schnier et al. (1990) et Dingkuhn et al. (1991) ont proposé de découpler le tallage du module d'apparition des feuilles. Le tallage relatif et l'avortement sont alors fonction de l'accumulation relative de matière sèche aérienne (Fig. 15). Cette relation linéaire, entre un taux relatif de tallage (RTR) et un taux relatif de croissance (RGR), est identique pour des variétés présentant des aptitudes différentes de tallage. La pente de cette relation reste inchangée au cours de la phase végétative et un seuil limite de RGR, au-dessus duquel le tallage est effectif, égal à  $0.055-0.06 \text{ g.g}^{-1}.\text{j}^{-1}$ , a été obtenu par ces auteurs. Des avortements de ramifications sont observables pour des RGR inférieurs à cette valeur. Les différences variétales reposent principalement sur des taux d'accumulation de carbohydrates différents.

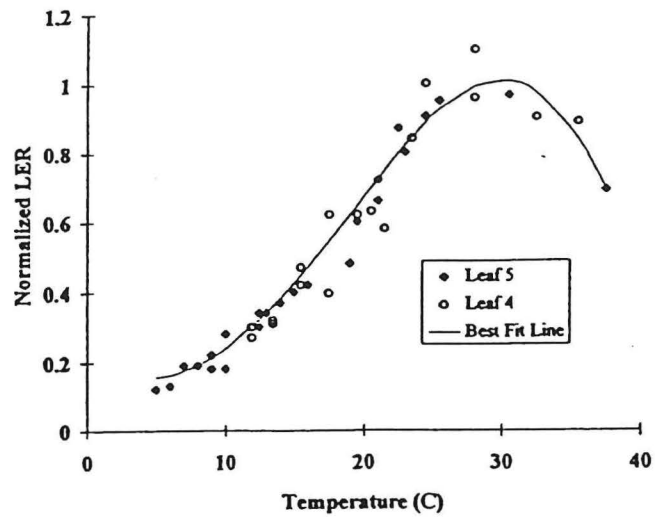


Fig. 16. Relation entre la vitesse d'allongement foliaire normalisée des étages 4 et 5 et la température. Modifié d'après Kemp et Blacklow (1982).

### 3.5. Surface des limbes

#### 3.5.1. L'expansion foliaire

L'allongement d'une feuille de graminée est restreinte à une zone située à la base du limbe en croissance. Deux méristèmes foliaires, localisés de part et d'autre de la ligule et de l'auricule, prennent naissance au cours du troisième plastochrone (Kaufman, 1959b; Smith et Hake, 1992) après l'initiation de la feuille et produisent la gaine et le limbe. Les processus de division et d'expansion des tissus sont séparés spatialement et temporellement. La vitesse d'allongement (LER) est fonction de la longueur de la zone d'expansion et des vitesses locales d'allongement (SER) (Dale, 1988; Skinner et Nelson, 1995). La taille potentielle d'un limbe est déterminé au cours des stades précoces de développement, au cours desquels les ressources azotées et carbonées peuvent affecter cette taille potentielle en diminuant l'expansion et/ou la division des cellules (MacAdam et al., 1989; Gastal et Nelson, 1994; Granier et Tardieu, 1999).

#### *Effet de la température*

Sous des conditions d'alimentation azotée non limitante (Maan et al., 1989; Gastal et Nelson, 1994), la température est considérée comme le facteur environnemental majeur gouvernant la vitesse d'allongement (Watts, 1972a; Gallagher et Biscoe, 1979; Kemp et Blacklow, 1980). Kleinendorst et Brouwer (1970) et Watts (1972a) insistent sur la prise en compte de la température de la zone méristématique, définie comme site de perception de la température, pour analyser la réponse du LER. L'effet de la température sur la vitesse d'allongement a été décrit soit comme une fonction curvilinéaire (Kemp et Blacklow, 1982), exponentielle (Williams et Biddiscombe, 1965; Watts, 1972b; Peacock, 1975; Gastal et al., 1992; Tonkinson et al., 1997) ou linéaire (Gallagher, 1979; Ong et Monteith, 1984; Ben Haj Salah et Tardieu, 1995; Lafarge et al., 1998). La vitesse d'allongement foliaire décroît pour des températures élevées (Fig. 16). Chez le riz, Yoshida (1981) suggère une température optimale de 31°C.

#### *Effet du déficit de pression de vapeur saturante*

Des déficits de pression de vapeur élevés affectent négativement le LER des graminées (Hamdi et al., 1987 et Lafarge et al., 1998 sur sorgho; Ben Haj Salah et Tardieu, 1996 sur maïs). Cette baisse du LER peut résulter d'une modification de l'état hydrique interne (Squire et al., 1983) ou d'une modification des propriétés rhéologiques des parois (McQueen-Mason, 1995). Une hystérésis de la réponse du LER horaire à la température a été observée par Squire et Ong

(1983) sous des déficits de pression de vapeur faible ( $VPD < 1.5$  kPa) et maintenus constants au cours de la journée.

### *Effet de l'intensité lumineuse*

Chez le maïs, Van Volkenburgh et Boyer (1985) ont montré que le LER était directement corrélé au pH des parois cellulaires. Un contrôle du relâchement pariétal, en relation avec la croissance acide, par des systèmes enzymatiques a été mis en évidence récemment par Pritchard et al. (1993) et McQueen-Mason (1995). Un effet positif indirect de la radiation sur l'acidification des parois cellulaires a été démontré par de nombreux auteurs (Rayle, 1973; Van Volkenburgh et Cleland, 1980; Rayle et Cleland, 1992).

De nombreux auteurs soulignent l'absence de relation directe entre l'intensité lumineuse et le LER au cours de la phase linéaire d'allongement (Kemp et Blacklow, 1980; Gastal et al., 1992; Bos et Neuteboom, 1998a). Néanmoins, un effet négatif de l'intensité lumineuse sur le LER a été rapporté par Volenec et Nelson (1982) et Schnyder et Nelson (1988) pour des essais où la température du méristème avait été maintenue constante. Une modification de l'état hydrique de la zone en croissance et du taux de transpiration pourrait être à la base de cette observation. De leur côté, Ben Haj Salah et Tardieu (1996) démontrent que la prise en compte de l'effet indirect de la radiation et de la demande évaporative sur la température méristématique permet d'expliquer les résultats de ces auteurs.

Chez des plantes exposées à de faibles intensités lumineuses les quantités accumulées de carbohydrates, et en particulier de fructanes, restent conséquentes au niveau de la zone en croissance (Schnyder et Nelson, 1989), résultant en une faible corrélation entre la concentration en sucres et le LER (Kemp et Blacklow, 1980). Un effet négatif des faibles intensités lumineuses ne semble pas compatible avec des plantes en peuplement (Sambo, 1983; Skinner et Nelson, 1994a). Schnyder et al. (1988) soulignent néanmoins le rôle modulateur de la lumière sur le dépôt de carbohydrates au niveau de la zone en croissance, l'augmentation du LER au cours de la phase nocturne résulte d'un dépôt supérieur de matériel structural dans la zone d'élongation. Ben Haj Salah et Tardieu (1996), sur maïs, n'observent pas d'effets des faibles intensités lumineuses sur le LER de feuilles autotrophes. Les travaux de Granier et Tardieu (1999), sur tournesol (*Helianthus annuus* L.) mettent en évidence une diminution de l'expansion et du taux de division en réponse à des intensités lumineuses décroissantes au cours de la phase exponentielle de croissance; l'allongement foliaire n'étant pas réduit au cours de la phase linéaire d'allongement.

*Effet d'un déficit hydrique sol*

L'allongement foliaire répond très rapidement à toute modification de l'état hydrique des feuilles (Acevedo et al., 1971; Hsiao, 1973). Les relations entre le LER et le potentiel hydrique foliaire diffèrent néanmoins en fonction des conditions de culture (Watts, 1974), des techniques de mesure employées mais aussi en raison du gradient de potentiel existant entre la partie exposée et la zone en croissance de la feuille (Michelena et Boyer, 1982; Nonami et Boyer, 1993; Martre et al., 1999).

Une relation directe entre le potentiel hydrique sol et le LER a été observée, indépendamment d'une modification de l'état hydrique des feuilles (Passioura, 1988; Gowing et al., 1990). L'acide abscissique (ABA) a été identifié comme le signal non hydraulique prépondérant, responsable de cette baisse du LER (Zhang et Davies, 1989; Saab et al., 1990). Sous contrainte hydrique, un effet direct de l'ABA sur le LER au cours de la phase nocturne associé à un effet hydraulique au cours de la phase diurne a été mis en évidence par Chazen et Neumann (1994) et Ben Haj Salah et Tardieu (1997). L'extensibilité des parois est reconnue à l'heure actuelle comme le facteur déterminant de la vitesse d'allongement foliaire sous contrainte hydrique (Matthews et al., 1984; Van Volkenburgh et Boyer, 1985; Cosgrove, 1993), impliquant des ARN messagers spécifiques (Saab et Sharp, 1995).

*Incidence du stade phénologique*

La vitesse d'allongement, pour une température donnée, varie en fonction du stade phénologique de la culture (Dauzat et Jaffuel, 1999). Au cours des premiers stades du développement végétatif le LER augmente avec la position de la feuille sur la tige (Kirby, 1973, orge; Gallagher, 1979; Ong, 1983b, mil; Hamdi et al., 1987, sorgho; Reid et al., 1990, maïs; Bos et Neuteboom, 1998a, blé). La réduction du LER pour les étages supérieurs semble coïncider avec le passage au stade reproductif (Borril, 1959; Maan et al., 1989 sur orge). Dans de nombreux cas, les auteurs assignent une vitesse de croissance identique pour les différents étages foliaires (Kirby, 1973, orge; Fournier et Andrieu, 1998; Lafarge et al., 1998, sorgho). Les interactions avec les ramifications étant méconnues, les généralisations, entre le maître-brin et les talles sont courantes pour la construction de modèles de croissance. Les talles sont considérées comme des réitérations du MB et de nombreux auteurs utilisent des fonctions empiriques communes à toutes les talles afin de définir la croissance ou la surface de ces ramifications (Amir et Sinclair, 1991; McMaster et al., 1991; Van Loo, 1993; Tabourel-Tayot et Gastal, 1998).



### 3.5.2. La largeur maximale des limbes

#### *Effets des conditions environnementales*

Les résultats de Mitchell et Soper (1958) et plus récemment de Schnyder et Nelson (1989) et Beemster et Masle (1996) démontrent l'incidence des facteurs environnementaux sur la largeur. Ces variations de la largeur maximale résultent de modifications sub-apicales et non d'une réduction de la taille des assises méristématiques lors de l'initiation. A l'opposé, Bos et Neuteboom (1998a) démontrent que l'intensité lumineuse n'affecte pas la largeur maximale des limbes. De leur côté, Kirby et Faris (1970) sur orge et Kasperbauer et Karlen (1994) sur maïs soulignent que la largeur maximale des limbes diminue significativement avec la densité de peuplement.

#### *Incidence du stade phénologique*

La largeur finale des limbes augmente graduellement avec l'étage foliaire (Borril, 1959; Gallagher, 1979; Bos et Neuteboom, 1998a). Cette augmentation résulte, selon Abbe et al. (1941) et Wardlaw (1952), de la taille du dôme apical où ont été initiées ces feuilles qui augmente suite à l'initiation de nouvelles ébauches foliaires.

## IV. Objectif et démarche

Cette synthèse bibliographique met clairement en évidence les déformations des différentes composantes de la surface foliaire en réponse aux variations des conditions environnementales. Les différenciations de LAI sont également accentuées par la diversité phénotypique des riz cultivés (types variétaux, inter-spécifiques).

Nous avons analysé ici les facteurs génétiques et environnementaux déterminant la mise en place de la surface foliaire chez le riz. Dans cette optique, la réponse des différentes composantes de la surface foliaire a été analysée pour trois génotypes d'origines géographiques et génétiques distinctes et pour des conditions climatiques variées.

### 1. *Choix méthodologiques*

Le rythme d'initiation et la durée de vie d'une feuille n'ont pas été quantifiées dans cette étude. Parmi les composantes précitées, nous avons retenu le rythme d'émission des feuilles, le tallage, la vitesse d'allongement foliaire, la largeur maximale des limbes et le coefficient d'allométrie ( $k$ ). En raison de la non prise en compte du rythme d'initiation des ébauches foliaires nous avons opté pour une durée d'allongement apparente des limbes définie de l'apparition de la pointe à l'apparition de la ligule (Zur et al., 1989; Stewart et Dwyer, 1994).

#### 1.1. Développement végétatif

Compte tenu du temps qui nous était imparti pour ce projet nous n'avons pas pris en compte l'effet de la photopériode sur le rythme d'émission des feuilles. Nous avons retenu comme variables clefs la température et les paramètres variétaux. Une large gamme de conditions thermiques a été explorée afin d'estimer les températures cardinales du développement, en particulier les températures seuil et optimale de ces variétés. Une sommation horaire a été retenue pour le calcul du temps thermique ainsi qu'une température seuil de 12°C commune à l'ensemble des variétés (Gao et al., 1992). Il peut paraître paradoxal, d'une part, de tenter de définir des températures cardinales et, d'autre part, de proposer une réponse linéaire du phyllochrone à la température. Mais il s'agit avant tout d'analyser l'évolution du phyllochrone au cours du cycle et sa stabilité pour des conditions climatiques contrastées.

## 1.2. Tallage

Une étude préliminaire, réalisée sur un matériel indica (IR64, fort tallage) et japonica (Azucena, faible tallage), nous avait permis de vérifier la robustesse d'une régulation trophique du tallage ( $RTR = fRGR$ ) pour des conditions radiatives contrastées (Tivet, 1996). Nous avons donc testé cette relation dans le cadre de cette étude pour des variétés et des espèces différentes, exposées à des régimes hydriques variés. L'analyse du tallage a donc été découplée dans cette étude du rythme d'émission des feuilles.

## 1.3. Vitesse d'allongement foliaire

La vitesse d'allongement foliaire des variétés étudiées a été analysée sous des conditions climatiques contrastées, en particulier de température, d'humidité et de radiation solaire. Les températures superficielles du sol, de la zone méristématique et de l'air ont été enregistrées dans tous les essais et pour l'ensemble des variétés. Afin d'intégrer l'effet du stade phénologique, la vitesse d'allongement a été suivie sur 5 à 6 étages du maître-brin. Parallèlement, la largeur maximale des limbes et l'allongement des feuilles de nombreux talles primaires ont été enregistrés afin d'analyser les interactions entre les ramifications.

## 2. Démarche expérimentale

Des études récentes font le point sur les différences de développement et de croissance pour des variétés issues de l'espèce *O. glaberrima* et des variétés issues de l'espèce *O. sativa*. Les différences majeures portent sur la vigueur végétative (Asch et al., 1999; Dingkuhn et al., 1999), la dynamique de la croissance foliaire (Dingkuhn et al., 1998), en particulier le tallage et la sensibilité à la photopériode très marquée chez les matériels *glaberrima* étudiés (Dingkuhn et Asch, 1999). Trois variétés représentatives de la diversité génétique des riz cultivés ont été retenues : i) Javaé qui appartient à l'espèce *O. sativa* de type indica, est adaptée à la culture irriguée ou de bas fond, de port érigé elle se caractérise par un fort tallage et des feuilles peu longues et peu larges; ii) IAC47 est une variété pluviale traditionnelle, appartenant au type japonica, à port retombant et de faible tallage, ses feuilles sont longues et larges; iii) CG14, appartenant à l'espèce *O. glaberrima*, présente un port semi-érigé, un fort tallage et des tiges longues et fines; ses feuilles intermédiaires en taille aux variétés précédentes sont fines.

Deux essais au champ et un essai en serre ont été conduits au Brésil (16.28°S, 49.17°W), en partenariat avec le Centre National de Recherche sur le Riz et le Haricot (EMBRAPA-Cnpaf) au cours de la campagne 97/98. Le climat de l'état de Goiás, faisant partie du biotope des Cerrados (savanes arborées), se caractérise par une saison pluvieuse de 1500 mm environ, d'octobre à avril et une saison sèche de mai à août. Les essais au champ ont été conduits à la fin de la saison des pluies et au cours de la saison sèche. Un essai en serre a été mené à Montpellier (43.38°N, 3.53°E), en 1998, au sein du Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux (INRA-Lepse).

Sous un régime hydrique et minéral non limitant, les gammes thermique, radiative et d'humidité relative de l'air explorées ont permis de mettre en évidence les facteurs qui président au déterminisme de chaque composante. Sous des régimes hydriques limitants, en serre, une première tentative de caractérisation des stratégies variétales a pu être menée. La diversité des conditions climatiques, génétiques (3 variétés) et culturales (plante isolée et peuplement) nous a permis de définir 9 situations initiales distinctes auxquelles viennent s'ajouter des régimes hydriques limitants.

### ***3. Plan de la thèse***

Une analyse de la croissance foliaire de ces variétés, à l'échelle de la plante, a fait l'objet de notre première phase d'analyse, le premier chapitre de cette thèse y est consacré. L'accumulation de la matière sèche aérienne, la dynamique de la surface foliaire et de ses composantes, tallage et surface individuelle des limbes, ont été analysées sous des régimes hydriques contrastés pour les trois variétés retenues. Outre une première caractérisation des comportements variétaux, ce chapitre présente l'analyse du tallage en relation avec la phénologie et la croissance aérienne.

Une étude analytique nous a permis de définir les facteurs environnementaux et génétiques déterminant la vitesse d'apparition et la vitesse d'allongement des limbes. Ces vitesses d'émission et de croissance ont été analysées en relation avec les conditions micro-climatiques et le stade de développement dans le deuxième chapitre, qui fait également la synthèse des différences variétales observées dans le cadre d'un régime hydrique non limitant.

Le LER, le LAR ainsi que la largeur maximale des limbes ont fait l'objet d'une analyse comparative entre le maître-brin et des talles d'ordre primaire. L'objectif étant de définir des règles de développement et de croissance, entre les ramifications, pouvant être utilisées dans une optique prédictive de la surface foliaire à l'échelle de la plante.

Sur la base des formalismes développés au cours des précédents chapitres, un modèle partiel de mise en place de la surface foliaire a été élaboré au cours du quatrième chapitre. Ce cadre conceptuel a été développé d'une part pour valider les relations pré-établies et, d'autre part, pour tester l'hypothèse d'un contrôle trophique de la morphogenèse (tallage et dimensionnement des organes).

Un chapitre de synthèse clôt ce document. Une présentation des résultats principaux de cette thèse est dans un premier temps réalisée. Le schéma exploratoire d'une régulation trophique de la morphogenèse, en réponse à la compétition interne et à une contrainte hydrique, est discuté par la suite.









## **Chapitre II**

### **Leaf Area Dynamics and Components of Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) under Drought**

<b>1. Introduction</b>	<b>31</b>
<b>2. Material and methods</b>	<b>32</b>
2.1. Plant material	32
2.2. Experimental design and management	32
2.3. Water regimes	33
2.4. Environmental conditions	33
2.5. Data collection and derived parameters	33
2.6. Statistical analysis	34
<b>3. Results</b>	<b>35</b>
3.1. Phenological development	35
3.2. Dry matter growth and tissue death	35
3.3. Tillering	35
3.4. Relationships between tillering and dry matter growth	36
3.5. Leaf area	36
3.6. Leaf form and dimensions	37
<b>4. Discussion</b>	<b>38</b>
<b>5. Conclusions</b>	<b>40</b>





## Résumé

Ce chapitre est consacré à une analyse de la croissance foliaire et de ses composantes (tallage et surface individuelle des limbes) pour les trois variétés de riz retenues pour cette étude: IAC47 (*O. sativa* type japonica), Javaé (*O. sativa* type indica) et CG14 (*O. glaberrima* Steud.). Un essai en serre a été conduit afin d'analyser la réponse de ces variétés, en terme de croissance foliaire, sous des conditions hydriques limitantes et non limitantes. Le nombre de talles émises ainsi que leur généalogie, la longueur finale, la largeur maximale des limbes et la matière sèche aérienne ont été enregistrés à l'apparition des feuilles 4, 5, 7, 9 et de la feuille paniculaire sur le maître-brin.

### Le développement

La durée de la phase de développement varie en fonction des variétés et de la contrainte hydrique appliquée. L'apparition de la feuille paniculaire est retardée jusqu'à 58 jours chez CG14, pour le stress sévère, contre seulement 16 jours chez Javaé. Au stade feuille paniculaire, CG14 présente, quel que soit le traitement hydrique, une surface foliaire et une matière sèche de tissus fonctionnels et sénescents plus élevées.

### Le tallage

En ce qui concerne le nombre de talles émises, une forte différenciation variétale a également été observée: en comparaison au matériel japonica (IAC47), CG14 et Javaé ont 2 à 3 fois plus de talles. Au cours des stades précoces du développement, une relation linéaire, significative, a été obtenue entre le taux relatif de tallage (RTR) et le taux relatif de croissance (RGR). Un contrôle strictement génétique du tallage aurait dû se traduire par des régressions différentes et l'unicité de réponse observée étaye fortement l'hypothèse d'une régulation trophique. Le taux d'accumulation relative de matière sèche aérienne peut être considéré comme un déterminant prépondérant du tallage, cette relation n'étant pas significativement différente entre les variétés et les régimes hydriques. Lors de la transition entre le stade végétatif et reproductif la pente de cette relation diminue suggérant que l'émergence de nouveaux puits, liés au développement de l'inflorescence et à l'allongement des entrenoeuds, deviennent prioritaires par rapport à l'induction de nouvelles talles. Un RGR critique établi sur la relation globale, variété\*traitement, a été obtenu à  $0.023 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$  soulignant qu'une accumulation minimale d'assimilats est nécessaire pour l'induction du tallage.



## Les profils foliaires

Sur une échelle phyllochronique (cohorte d'apparition), le profil de surface individuelle des feuilles des talles est similaire à celui du maître-brin. On note une augmentation progressive de la surface individuelle suivie d'une diminution pour les derniers étages foliaires. Une synchronisation existe entre ces ramifications, en particulier la surface maximale est obtenue au même stade phénologique. Néanmoins, au cours des stades précoces de développement, les feuilles des talles ont des surfaces finales plus faibles que les feuilles du maître-brin.

La longueur finale des limbes augmente jusqu'à la feuille 9 (Javaé et IAC47) ou 13 (CG14) sur le maître-brin et chute pour les étages suivants. A l'opposé, la largeur augmente avec le rang et est maximale pour les derniers étages foliaires.

## Effet de la contrainte hydrique

La contrainte hydrique a peu d'incidence sur les dimensions finales des limbes chez IAC47, ainsi que sur le tallage. A l'opposé, chez Javaé et CG14 la réduction de la surface foliaire finale à l'échelle de la plante résulte d'une diminution marquée de la surface individuelle des feuilles et du nombre de talles. Le profil de longueur du limbe répond différemment à la contrainte selon la variété: chez IAC47 la longueur et la largeur sont peu affectées, alors que la longueur finale du limbe est réduite chez Javaé. Chez CG14 le limbe est plus court et moins large.

## Leaf Area Dynamics and Components of Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) under Drought

F. Tivet<sup>a</sup>, B. da Silveira Pinheiro<sup>b</sup>, M. de Raïssac<sup>a</sup>, M. Dingkuhn<sup>c\*</sup>

<sup>a</sup>CIRAD-CA, Programme Cultures Alimentaires, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

<sup>b</sup>EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão, C.P. 179, 74001-970 Goiânia GO, Brasil

<sup>c</sup>CIRAD-Amis, Programme Agronomie, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

---

### Abstract

African rice (*O. glaberrima* Steud.) cultivars have been reported to produce a larger leaf area and to be more drought resistant than many Asian rice cultivars (*O. sativa* L.). The underlying mechanisms of these apparently contradictory behaviours, which are of great value for weed competitiveness, are unclear. A greenhouse experiment was conducted under tropical growth conditions to analyse the effect of three constant, controlled drought levels (including a control at field capacity) during vegetative development on the components of leaf area dynamics. Tiller number and genealogy, leaf tip and ligule emergence, and final individual length and width of all laminae were recorded for the *O. glaberrima* cultivar CG14, *O. sativa* japonica type IAC47 and *O. sativa* indica type Javaé. Above-ground dry matter and total leaf area per plant were measured at the appearance of leaf 4, 5, 7, 9 and flag leaf on the main stem. Crop duration differed among the cultivars and was differently affected by drought. Drought delayed flag leaf appearance by up to 58 d in CG14 but only 16 d in Javaé. At the time of flag leaf appearance, CG14 had the greatest green leaf area and highest wt fraction of dead tissue per plant among the cultivars, regardless of treatment. CG14 also had the greatest shoot dry matter and highest tiller number, and IAC47 had the lowest values. Relative tillering rate (RTR) was highly significantly correlated with relative growth rate (RGR), and this relationship was very similar across cultivars, drought levels and vegetative stages. A common critical RGR of 0.023 g.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup> for the initiation of tillers was observed for all cultivars and treatments. Final length of laminae increased until leaf 9 (Javaé and IAC47) or 13 (CG14) on the main culm and decreased for subsequent leaves, whereas width continued to increase or was steady. During earlier developmental stage, leaves on tillers not behaved like the leaves

---

\* Corresponding author. E-mail: [dingkuhn@cirad.fr](mailto:dingkuhn@cirad.fr)

appearing at the same time on the main stem, indicating the leaf size was affected by the rank or age of the tiller. Drought had only small effects on leaf dimensions in IAC47, and reduction of tiller number was also smaller than in the other cultivars. By contrast, much of the drought-induced reduction in leaf area observed in CG14 and in Javaé was caused by a smaller lamina size and a greater reduction of tillering. Lamina width was generally less sensitive to drought than length. Among the cultivars, lamina shape responded to drought in markedly different ways: neither length nor width changed much in IAC47, whereas laminae became shorter in Javaé, and shorter and narrower in CG14. The results are discussed in terms of adaptive strategies under drought.

*Keywords:* *Oryza glaberrima* Steud.; *Oryza sativa* L.; Drought stress; Growth; Tillering; Relative tillering rate; Relative growth rate; Leaf area; Leaf length; Leaf width; Phenotypic plasticity

---

## 1. Introduction

Leaf area development is a major determinant of growth and yield, and depends strongly on cultivar characteristics and the physical environment (Akita, 1995; Ishii, 1995). Drought generally reduces leaf area, and high leaf area tends to accelerate the development of water deficit. The dynamics of, and interactions between, these two parameters need to be understood to improve breeding and management strategies for upland rice.

Rice cultivars differ in drought resistance and a large number of traits affecting grain yield have been suggested (Ludlow and Muchow, 1990; Fukai and Cooper, 1995). African rice (*O. glaberrima*) cultivars, such as CG14, have been reported to produce a larger leaf area and to be more drought resistant than many Asian rice cultivars (*O. sativa* L.) (Yeo et al., 1997; Audebert and Jones, personal communication). Rice cultivars with rapid leaf area development and superior growth vigor may be able to access a diminishing pool of soil moisture more rapidly but, on the other hand, are more likely to exhaust the resource at an early stage. Small leaf area thus helps conserving water resources but may limit potential yield through an inferior cumulative light harvest.

Leaf area dynamics can be described as the aggregate result of tillering and lamina number, size and life span. Drought is known to reduce tillering (Ichwantoari et al., 1989), leaf expansion (Cutler et al., 1980; Turner et al., 1986) and leaf appearance rate (Puckridge and O'Toole, 1981; Lilley and Fukai, 1994), and to promote leaf rolling (O'Toole and Cruz, 1980) and senescence (Hsiao et al., 1984). The aim of the present work is to examine the effect of drought during vegetative development on the components of leaf area development in relation to growth and phenology. Three genetically contrasting rice cultivars were selected for the

study to represent the typically leafy and high-tillering *O. glaberrima* (CG14); low-tillering tropical japonica types of *O. sativa* (IAC47); and short-strawed, high-tillering, indica types of *O. sativa* (Javaé).

## 2. Material and methods

### 2.1. Plant material

The experiments involved three genetically contrasting rice cultivars: IAC47, a traditional, *O. sativa*, japonica, upland type bred by the Agronomic Institute of Campinas, Brazil; Javaé, a semidwarf, *O. sativa*, indica, type grown in lowland and irrigated ecosystems, selected at the Embrapa Rice and Beans center in Goiânia, Brazil; and the landrace CG14, a traditional, upland and lowland adapted, photoperiod-sensitive, *O. glaberrima* type from Casamance in Senegal.

### 2.2. Experimental design and management

A greenhouse experiment was conducted in 1997 in the Embrapa Research Experiment Farm (16.28° S, 49.17° W, and 823 m altitude), near Goiânia. The experiment design was a randomised complete block, using three cultivars three water regimes. Eighteen replicates (pots) were used by treatment. To avoid location effects within the greenhouse, pots were rotated weekly.

The soil was a latosol and had 45 % sand, 25 % loam and 30% clay. One day before sowing, a pre-mixed fertiliser was applied to each pot at 100 mg N.kg<sup>-1</sup> dry soil (65 % as ammonium sulphate and 35 % as urea), 250 mg P.kg<sup>-1</sup> as triple superphosphate, 160 mg K.kg<sup>-1</sup> as KCl, 45 mg ZnSO<sub>4</sub>.kg<sup>-1</sup> and 1.25 g CaCO<sub>3</sub>.kg<sup>-1</sup>. In addition, 80 mg FTE.kg<sup>-1</sup> was applied to provide micronutrients. At about panicle initiation stage, 85mg N.kg<sup>-1</sup> dry soil as ammonium sulphate was applied as top dressing. Pots had a volume of 14 liters and contained 12.5 kg soil (dry wt). Twelve seeds were placed at 50 mm in each pot. This trial was realised during the wet season with sowing from 5 (IAC47 and CG14) to 19 November (Javaé). Seedling emergence was observed at 3-4 days after sowing. In order to avoid competition among plants in a pot, they were thinned to 6 per pot at emergence, 2 per pot at the appearance of the third leaf and 1 per pot at the appearance of the seventh leaf on the main stem.

Table 1. Climatic data recorded at the experimental site, expressed for meteorological decades as means of daily values (temperature, vapor pressure deficit and photosynthetic active radiation (PAR)). EMBRAPA-Santo Antônio de Goiás (16.28° S, 49.17° W), Brazil

Month	Decade	Daily Temperature (°C)			Day-time vapor pressure deficit (kPa)			PAR (MJ.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )
		Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	
<i>Embrapa</i>								
November	1	30.2	23.2	39.2	3.3	0.5	5.1	3.1
	2	27.5	22.0	37.4	2.1	0.2	3.9	3.4
	3	27.0	21.4	37.0	2.0	0.2	3.8	4.2
December	1	27.5	21.6	38.6	2.2	0.3	4.3	4.4
	2	27.3	22.1	36.5	2.2	0.3	3.7	3.9
	3	27.1	21.7	36.2	2.1	0.3	3.5	3.1
January	1	26.9	21.9	36.1	1.9	0.2	3.4	2.7
	2	26.4	21.6	34.8	1.3	0.2	2.7	2.0
	3	27.2	22.0	36.5	1.6	0.1	3.2	2.1
February	1	28.3	22.4	38.1	1.9	0.2	3.7	2.0
	2	26.9	21.7	35.0	1.5	0.1	2.9	1.7
	3	27.9	22.1	36.8	1.8	0.2	3.1	2.6
March *	1	26.3	21.1	35.2				
	2	26.6	21.0	36.0				
	3	26.4	21.0	35.6				

\*: A technical problem did not allow to have the climatic data for March. A general linear model was performed to predict this month from the climatic data of the station of the farm research.



### 2.3. *Water regimes*

Three water regimes were imposed, either continuous watering to field capacity (control; about 0.25 g H<sub>2</sub>O.g<sup>-1</sup> dry soil) or reduced watering (moderate stress and severe stress) from the appearance of the third leaf to the appearance of the flag leaf on the main stem. For the moderate drought treatment, the soil was kept at a bulk water content of 0.22 g H<sub>2</sub>O.g<sup>-1</sup> dry soil based on weighing of pots every day at 08:00 AM and 05:00 PM. For the severe drought treatment, the same procedure was applied to maintain 0.20 g H<sub>2</sub>O.g<sup>-1</sup> dry soil. The levels soil water content for moderate and severe drought corresponded, according to water retention curves, to -0.025 and -0.060 Mpa matrix potential, respectively. Until the appearance of the third leaf and after the appearance of the flag leaf, the soil was maintained at field capacity. A protection was applied all around the pot (tin foil) and on the soil surface (glumes of rice) to minimise heating-up of pots and to control evaporation. Between irrigation events, the lowest bulk soil water contents observed were as follows (g H<sub>2</sub>O.g<sup>-1</sup> soil; Control-Moderate-Severe): IAC47, 0.208-0.190-0.182; Javaé, 0.215-0.190-0.186; CG14, 0.207-0.188-0.182.

### 2.4. *Environmental conditions*

The climatic data recorded during this trial are presented in the Table 1. Air temperature and a relative humidity were measured with a HMP 35A sensor (Vaisala Oy, Helsinki, Finland) located in a ventilated enclosure 2 m above the soil. Soil temperature was measured with thermocouples (Cu-Cst) placed 2 cm in depth, multiplexed in a AM 416 data logger (Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK). PPFD was registered with a cylindrical sensor (PAR/CBE, Solems, Palaiseau, Essonne, France) calibrated with a Li-Cor quantum sensor (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA). Air and soil temperature, humidity and PPFD were registered in datalogger (CR 10 and 21 X, Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) at 60 s logging intervals and 15 min integration.

### 2.5. *Data collection and derived parameters*

#### *Sampling*

Destructive measurements were carried out at five growth stages corresponding to the appearance of the fourth, fifth, seventh, ninth, and flag leaf on the main-stem. At each sampling, four to six plants were separated into roots and shoots, the shoot into individual tillers, and each tiller into separate visible leaves (green and dead part of leaf blades), sheaths and internodes. For the first leaf position on a culm (main stem and primary tillers) the number

of replicates was higher than six owing to the use of all the samples for those position. Thus, the number of replicates ranged from three (higher leaf position of some primary tillers) to twenty six (lower leaf of the main stem). Dry weight of each component was determined after drying for 96 h at 70°C.

#### *Components of leaf area*

For the first four samplings, the length and width of all fully unfolded leaf blades on all culms were measured with a foot rule on six to four samples. Green leaf area of the individual plant was estimated by the relationships leaf area vs length \* width. For this purpose, a sub-sample of leaves was scanned and the area measured with the Surfoll software (Cirad-Amis, Ecotrop, Montpellier, France) to determine the allometric coefficient. For the last sampling at flag leaf appearance, only the length and width of the leaves on the main-stem and primary tillers were measured. In addition, a sub-sample of 20 tillers was partitioned to leaves and stems and the bulk green leaf area measured using a LI-3100 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) leaf area meter. The green leaf area of the entire plant was then estimated from leaf dry matter and the ratio of leaf area over leaf mass (specific leaf area) of the sub-sample.

#### *Number of tillers and genealogy*

Emergent tillers were counted on all plants and their genealogy was determined on all samplings except the last (appearance of the flag leaf). The main stem was identified coded 0 and the tillers were coded using their parent leaf, e.g. T<sub>1</sub> was the tiller from the axil of the first leaf on the main-stem.

#### *Derived variables*

Relative growth rate and relative tillering rate were calculated between different phenological stages (4-5 leaf; 5-7 leaf..), using the following equations:

$$\text{RGR} = (\text{Ln SDM}_2 - \text{Ln SDM}_1) / (t_2 - t_1), \text{ expressed in } \text{g.g}^{-1}.\text{d}^{-1} \quad (1)$$

SDM<sub>2,1</sub>: shoot dry matter at the time t<sub>2</sub> or t<sub>1</sub>

$$\text{RTR} = (\text{Ln NT}_2 - \text{Ln NT}_1) / (t_2 - t_1), \text{ expressed in tiller.tiller}^{-1}.\text{d}^{-1} \quad (2)$$

NT<sub>2,1</sub>: number of appeared culms at the time t<sub>2</sub> or t<sub>1</sub>, including the main stem

### 2.6. Statistical analysis

The effect of phenological stage, water regime and cultivar on the relationships RTR vs RGR was analysed using the GLM procedure of the SAS software (for Windows, version 6.12, Cary, NC, USA). Graphic representations and regressions were conducted with

Table 2. Mean duration  $\pm$  SE (thermal time and days) from seedling emergence to the appearance of the flag leaf for IAC47 (*Oryza sativa* type japonica ), Javaé (*Oryza sativa* type indica) and CG14 (*Oryza glaberrima*), total leaf number on main stem and percent of dead leaf weight (% DT) for the different water treatments. Means of four replications are given. Thermal time (TT, °Cd) as a sum of hourly air temperature minus 12°C

Treatments	Iac 47				Javaé				Cg 14			
	Flag leaf		leaves	% DT	Flag leaf		leaves	% DT	Flag leaf		leaves	% DT
	TT	Days			TT	Days			TT	Days		
Control	994 $\pm$ 18	71 $\pm$ 1	13	4.7	886 $\pm$ 31	65 $\pm$ 2	13	0.7	1215 $\pm$ 15	85 $\pm$ 1	16	13.8
Moderate	1403 $\pm$ 43	97 $\pm$ 3 (+26)	13	12.8	1164 $\pm$ 50	82 $\pm$ 3 (+17)	13	1.3	1930 $\pm$ 55	137 $\pm$ 3 (+52)	16	19.5
Severe	1609 $\pm$ 27	115 $\pm$ 2 (+44)	13	9.6	1146 $\pm$ 38	81 $\pm$ 2 (+16)	12	6.5	2003 $\pm$ 59	143 $\pm$ 5 (+58)	16	42.7

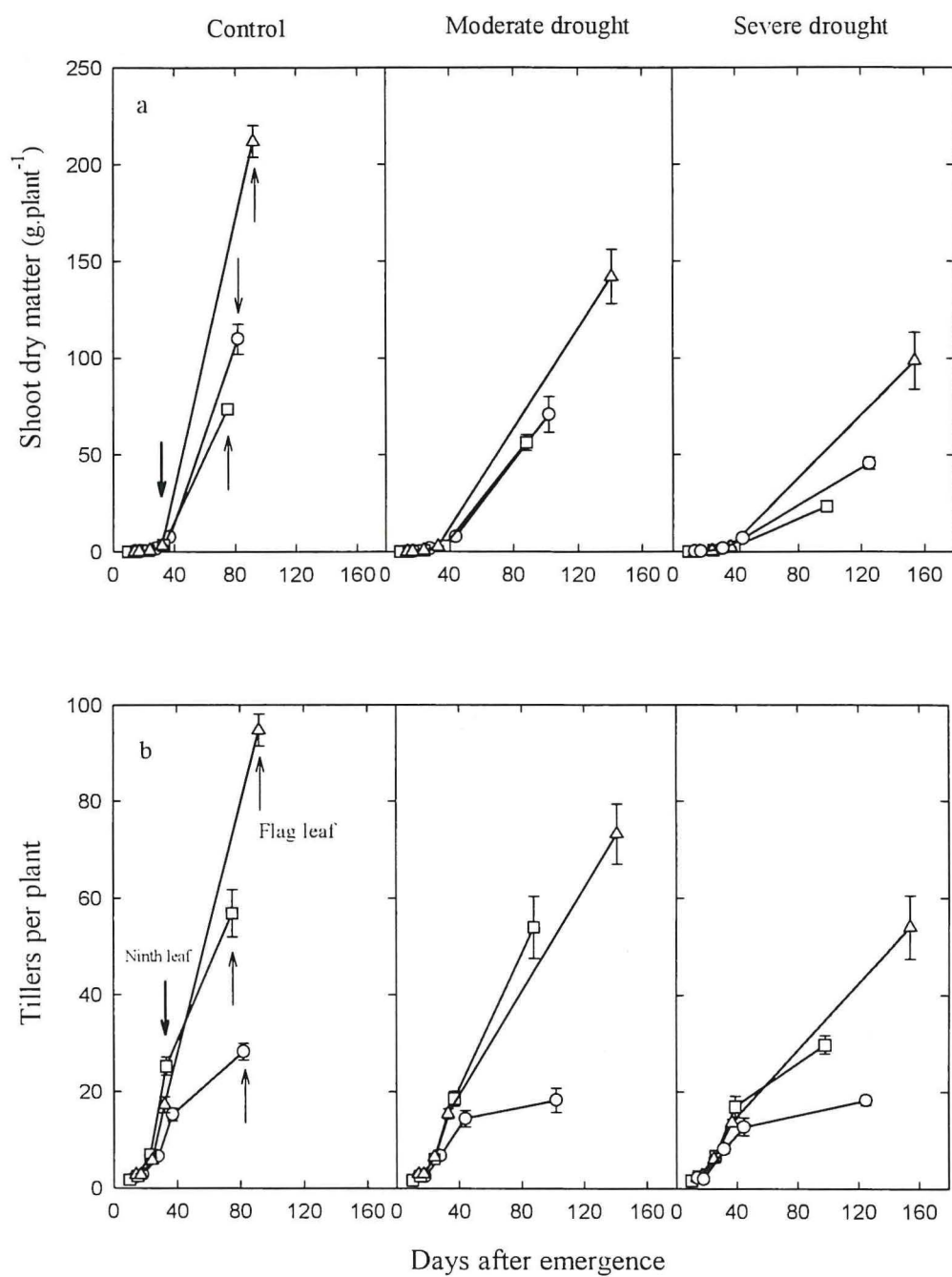


Fig. 1. Changes in shoot dry matter (a) and number of emerged tillers (b) for three drought treatments and three cultivars (O IAC47; □ Javaé; Δ CG14). Error bars indicate the standard errors (SE) for means of four to six replications.

SigmaPlot 4.0 for Windows (Jandel Scientific).

### 3. Results

#### 3.1. *Phenological development*

Under well-watered conditions, the duration from seedling emergence to the appearance of the flag leaf was longest for CG14, intermediate for IAC47 and shortest for Javaé (Table 2). Drought stress delayed flag leaf appearance in all cultivars, with Javaé being the least affected both in absolute and relative terms. The extended duration did not affect the total leaf number, indicating that drought generally slowed development (Lilley and Fukai, 1994; Wopereis et al., 1996).

#### 3.2. *Dry matter growth and tissue death*

Temporal patterns of shoot dry matter followed an exponential pattern and indicated significant growth reductions by both drought treatments in all cultivars (Fig. 1a). At the stage of flag leaf appearance, CG14 had more than twice the above-ground dry matter as compared to Javaé in all treatments, with IAC47 being intermediate. Dry matter production was severely affected by both drought levels. The relative reduction of above-ground dry matter under moderate drought was 24% for Javaé, 36% for IAC47 and 33% for CG14. Under severe drought, relative reductions were 77% for Javaé, 59% for IAC47 and 54% for CG14. These treatment effects were not caused by differential water depletion since soil moisture was continuously adjusted to constant levels.

At the time of flag leaf emergence, CG14 had the largest and Javaé the smallest dry wt fraction of dead tissue relative to above-ground biomass, regardless of treatment (Table 2). CG14 also had the greatest absolute and relative increase of dead tissue dry wt due to drought, whereas stress effects on this parameter were small in Javaé.

#### 3.3. *Tillering*

The appearance of tillers was first observed 10 days after emergence (DAE), and significant ( $P < 0.05$ ) differences in tiller number between cultivars under well-watered conditions were observed from 40 DAE onwards, corresponding approximately to the





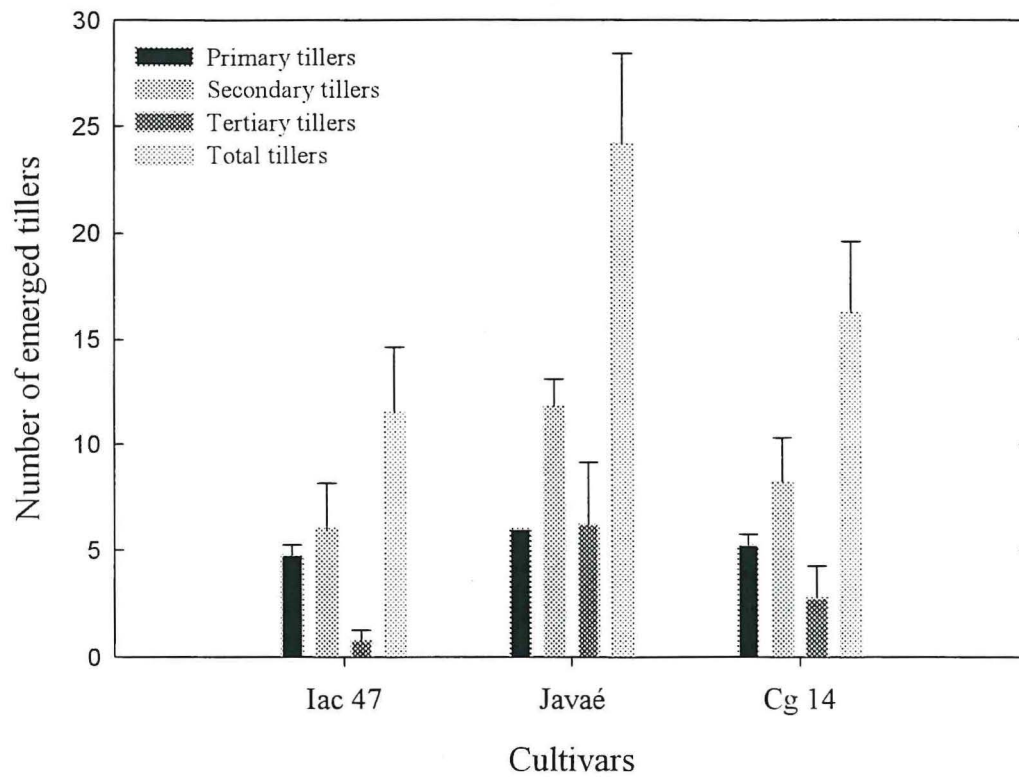


Fig. 2. Number of tillers by class for three rice cultivars. Observed at the time of emergence of the ninth leaf on the main stem. Error bars indicate the standard errors (SE) for means of four replications.

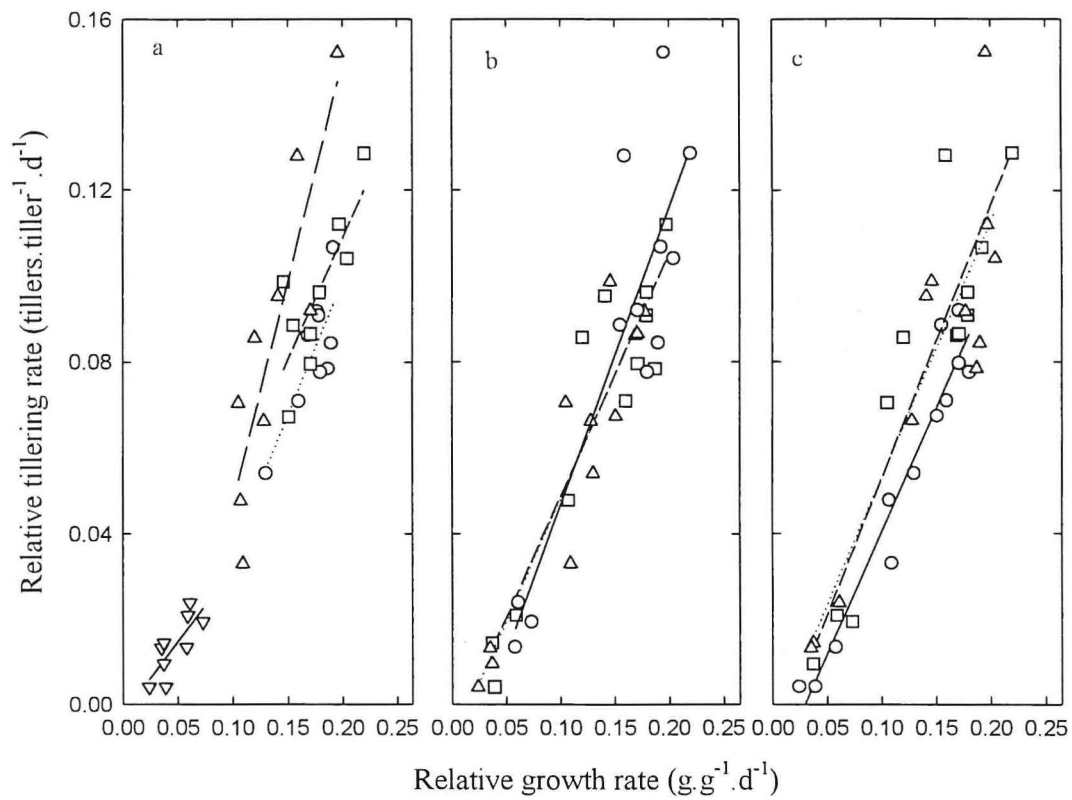


Fig. 3. Relationships between relative tillering rate and relative growth rate based on developmental stage (a: O stage 1, dotted;  $\square$  stage 2, short dash;  $\Delta$  stage 3, long dash;  $\nabla$  stage 4, solid line), drought treatments (b: O control, solid line;  $\square$  moderate, short dash;  $\Delta$  severe, dotted) and cultivars (c: O IAC47, solid line;  $\square$  Javaé, short dash;  $\Delta$  CG14, dotted). Lines indicate linear regressions.

appearance of the ninth leaf (Fig. 1b). Javaé and CG14 produced significantly more tillers than IAC47 in all treatments (Fig. 1b). Drought effects on tillering were small during the period of exponential growth (until ca. 40 DAE) but became very pronounced thereafter. The relative reduction in tiller number for the moderate (severe) drought treatment at the stage of flag leaf appearance was 23 % (43 %) for CG14, 5 % (48 %) for Javaé and 35 % (35 %) for IAC47.

Fig. 2 presents a breakdown by order of tillers present in the well-watered treatment at the appearance of the 9th leaf on the main stem. At this stage, the total number of tillers was the highest for Javaé, intermediate for CG14 and the lowest for IAC47. A roughly constant number of 5 to 6 tillers originated from the main stem (primary tillers). Differences between cultivars in tiller number were due to the emergence of secondary tillers and – particularly in the case of Javaé – of tertiary tillers.

#### 3.4. *Relationships between tillering and dry matter growth*

The relationship between tillering and growth was analysed according to Schnier et al. (1990) and Dingkuhn et al. (1991) by regressing the relative tillering rate (RTR) against the relative growth rate (RGR). In order to compare effects of growth stage (Fig. 3a), drought treatment (Fig. 3b) and cultivar (Fig. 3c), regressions were performed on data bulked according to these factors. A stable and uniform, linear relationship was found between RTR and RGR for two sources of variation (drought and cultivar). An analysis of co-variance (not presented) showed that the intercepts on X and the slopes of the first three stages differed from the fourth stage at the 0.001 probability level.

Both RTR and RGR were the highest during early development stages (Fig. 3a), and decreased during subsequent stages. The highest RGR observed was 0.22, or a 22% increase in above-ground dry matter per day. The highest RTR was about 0.15, or a 15% increase in tiller number per day. No negative values were observed for RGR and RTR. The intercept on X for the overall regression line ( $RTR = -0.014 + 0.619 \cdot RGR$ ,  $R^2 = 0.84$ ) was  $0.023 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ , indicating that no positive tillering occurred at RGR below that value.

#### 3.5. *Leaf area*

Leaf area per plant was similar among cultivars within each water regime level until about 40 DAE (Fig. 4a). Thereafter, strong differences among cultivars emerged, with CG14 having about three times the leaf area of that of the other cultivars at the time when the flag leaf emerged. Differences between cultivars in leaf dry matter were much less pronounced than differences in area, due to the greater specific leaf area of CG14. Drought reduced leaf area per





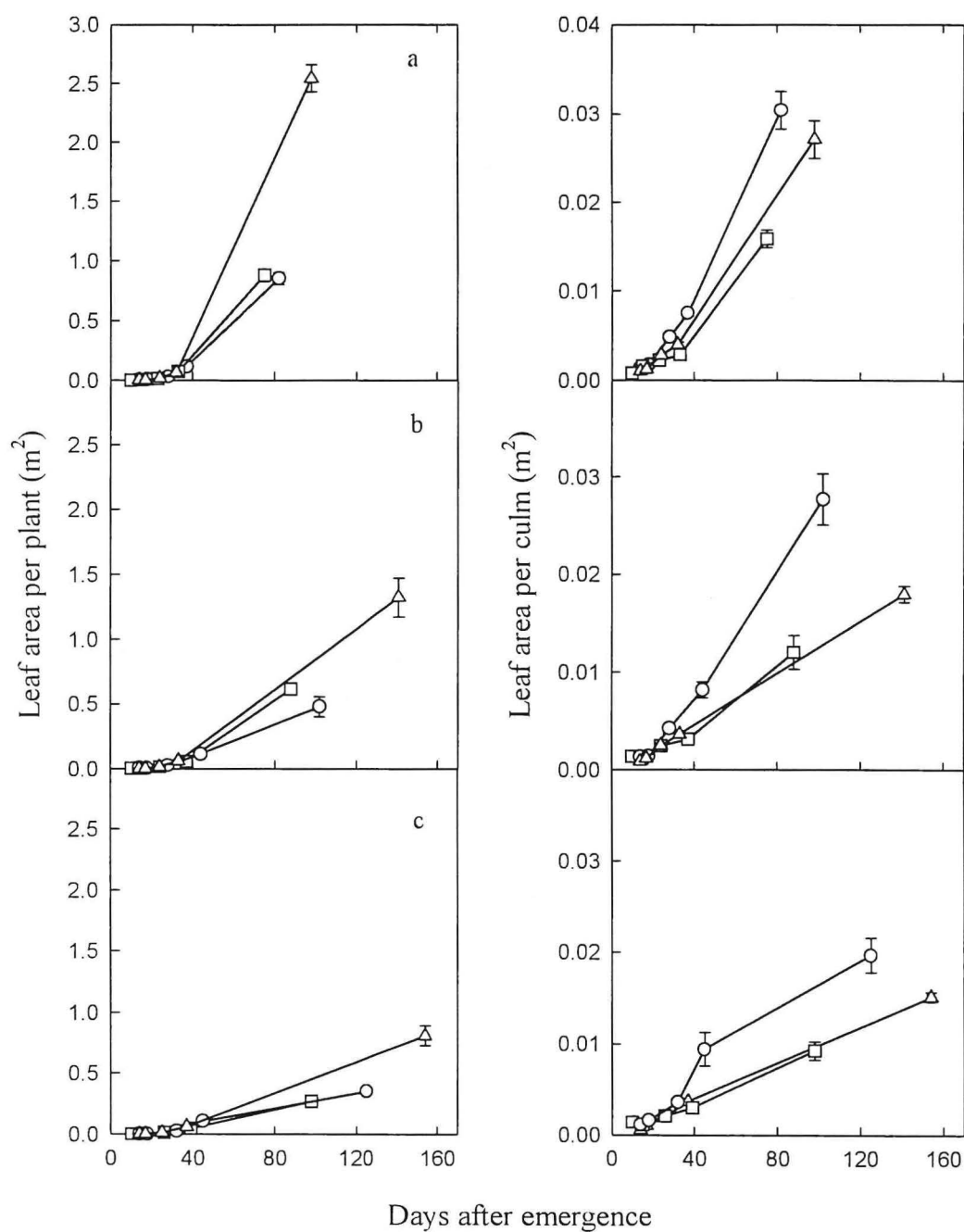


Fig. 4. Changes in leaf area per plant and leaf area per tiller for different drought treatments (a Control; b Moderate; c Severe) and three cultivars (O IAC47; □ Javaé; △ CG14). Error bars indicate the standard error (SE) for means of four to six replications.

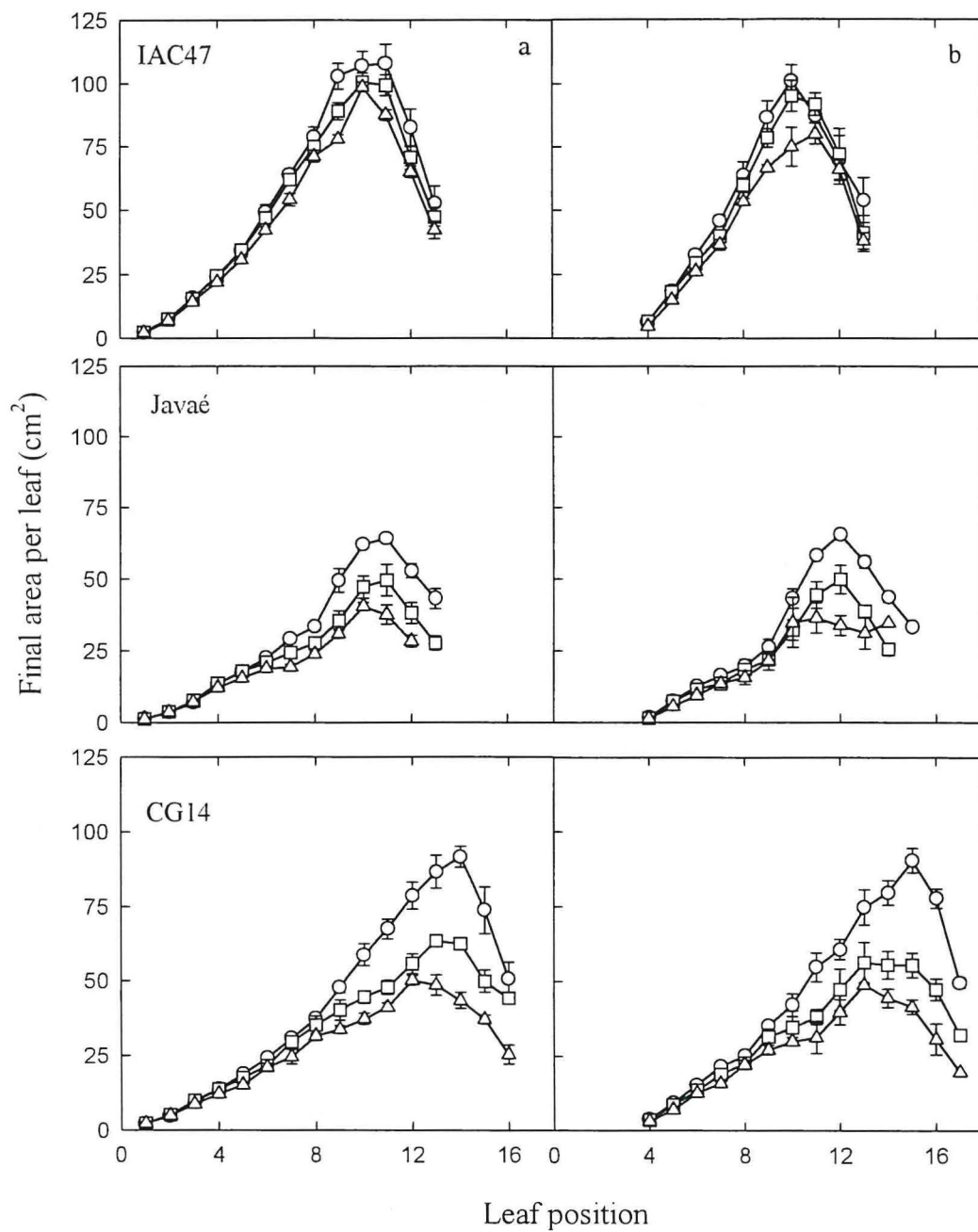


Fig. 5. Changes of individual area per leaf on the main-stem (a) and on the first primary tiller (b) for different drought treatments (O Control; □ Moderate; Δ Severe) and three cultivars. Error bars indicate standard errors (SE) for means of three to twenty six replications depending of developmental stage.

plant (Fig. 4a) more strongly than shoot dry matter and tiller number (Fig. 1): the moderate (severe) drought treatment reduced leaf area by 48% (68%) for CG14, 30% (69%) for Javaé and 44% (58%) for IAC47. Consequently, as derived from leaf area and tiller number, the mean leaf area per tiller (Fig. 4b) was less affected by drought than was the overall leaf area. Across treatments, leaf area per tiller was higher for IAC47 and significantly smaller for CG14 and Javaé.

The final leaf area produced for any leaf position according to the phyllochron (Hanada, 1993) differed strongly between the main stem and the tillers, specially during the earlier stage of development. At this stage, the potential leaf size for a given leaf position was affected by the rank of the tiller (examples given in Fig. 5: main culm and the 1st primary tiller). At mid-season, the pattern of final leaf area showed a strong synchronization between all the tillers. The smaller total leaf area associated with derived tillers at any given development stage of the crop was therefore due to their later appearance (Fig. 6) and to their smaller lower leaves.

Cultivars differed significantly in the effect of drought on the final area of leaves at any given position on the culm (Fig. 5). This effect was particularly evident from the 8th leaf position upwards. In IAC47, which produced the largest leaves, drought reduced the final, individual leaf area only marginally. In CG14, which had an intermediate leaf size, drought reduced individual leaf area strongly. The effect was intermediate for Javaé, which had the smallest leaves.

It can be observed that the size of individual leaves contributed little in IAC47 to the overall leaf area reduction caused by drought (Fig. 5), and that the reduction in tiller number was also comparatively small for this cultivar (Fig. 1). By contrast, much of the drought-induced reduction in leaf area observed in CG14 and in Javaé was caused by a smaller leaf size (Fig. 5) and a substantial reduction of tiller production (Fig. 1).

The representation of final leaf area per leaf position on the phenological scale of the main culm (IAC47 exemplarily presented in Fig. 6) indicated that all tillers, irrespective of their date of emergence, had a synchronised period during which leaves are larger, and after which new leaves become smaller. This maximum appeared to coincide roughly with the panicle initiation, which is believed to occur three to four phyllochrons before the flag leaf appearance (Matsushima, 1957 cited in Nemoto et al., 1995). Drought did not affect the stage at which leaf size was maximal.

### 3.6. *Leaf form and dimensions*

The decrease in final leaf size after the estimated time of panicle initiation was due to reduced length, while leaf width continued to increase (Fig. 7). Consequently, the flag leaf was shorter and wider than the preceding leaves. The cultivars differed significantly in the response



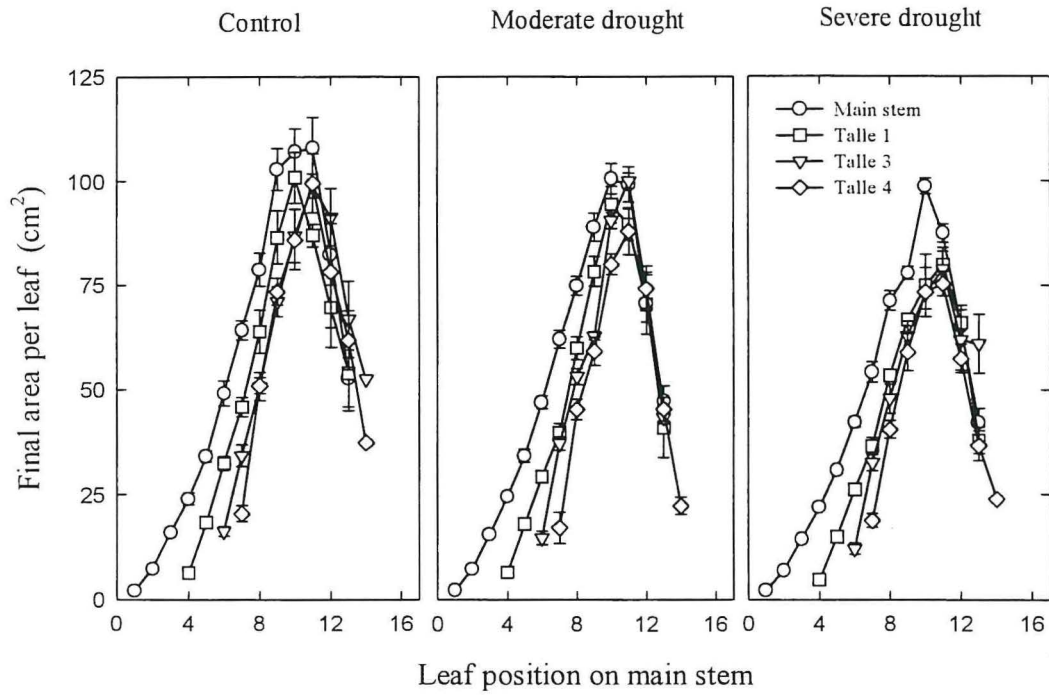


Fig. 6. Area of fully expanded leaves for the main stem (a) and the first primary tiller (b) as a function of leaf position for different drought treatments on IAC47. Error bars indicate standard errors (SE) for means of three to twenty six replications depending of developmental stage.

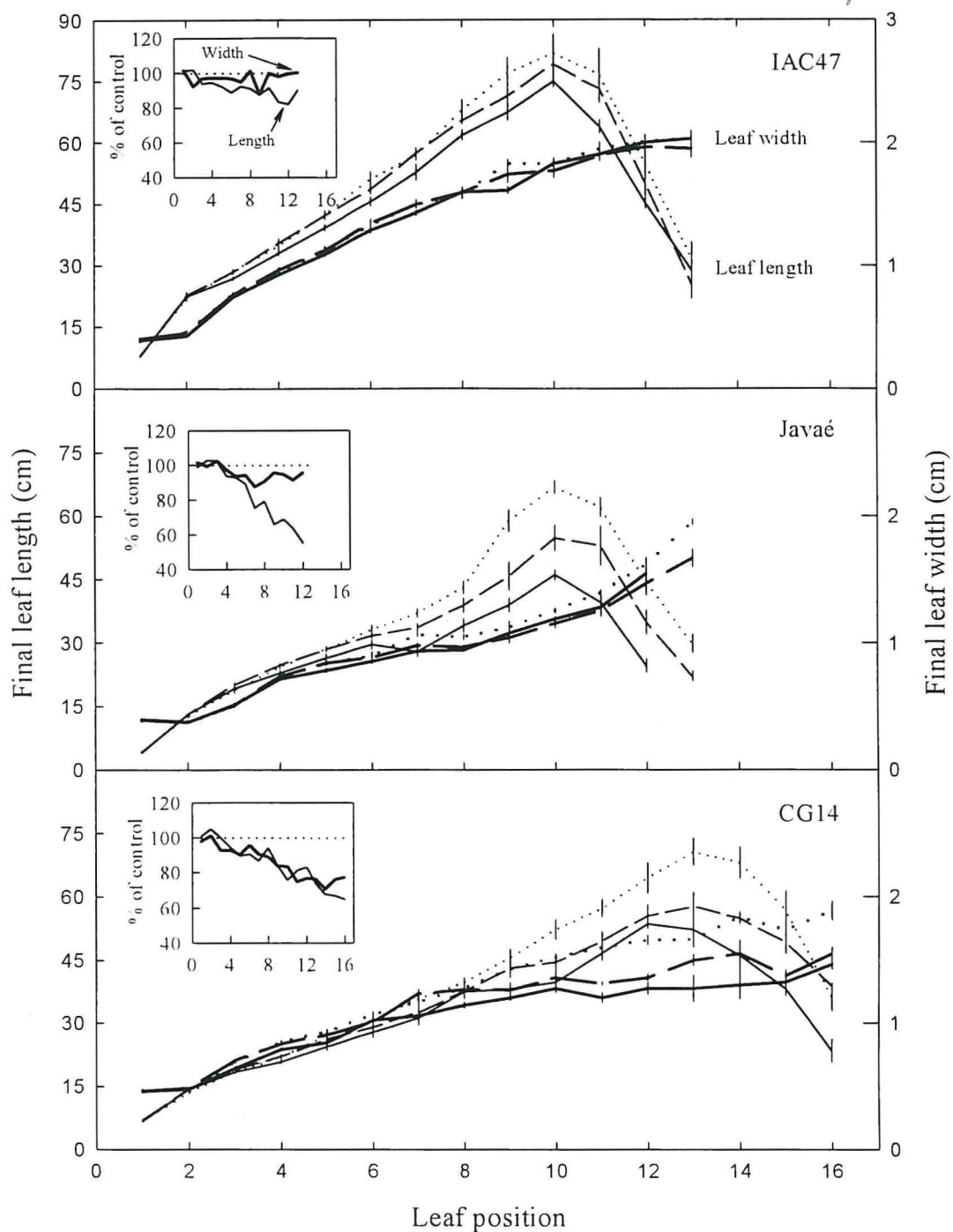


Fig. 7. Final leaf length and width for different leaf position on the main-stem for different drought treatments (dotted line: control; short dash line: moderate drought; solid line: severe drought) and three cultivars. Insert: % of the control for the severe water treatment. Error bars indicate the standard errors (SE) for means of three to twenty six replications depending of developmental stage.



of leaf dimensions to drought (relative effects presented in inserted diagrams in Fig. 7). In CG14, drought reduced leaf width and length to the same extent, whereas in Javaé, drought reduced leaf length and not width. In IAC47, drought effects on leaf dimensions were generally small. These cultivar differences were also reproduced for leaves on derived tillers (data not presented).

#### 4. Discussion

A greenhouse experiment was carried out to analyse the growth and leaf area dynamics for three rice cultivars under different water regimes. It can be assumed that the leaf area per plant is composed of the four main components: area of the individual leaf blade as determined by final length and width, number of leaves, number of culms and leaf duration. The first three parameters were measured, whereas leaf duration was not. For the latter, only trend information is available derived from the fraction of dead tissue dry wt, which consisted mainly of laminae and sheaths: CG14, the cultivar producing the greatest leaf area, had also the largest fraction of dead tissue at the time of flag leaf appearance, long before grain filling set on. Consequently, CG14 generated a greater leaf area than it could not physiologically sustain, whereas Javaé appeared to adjust its leaf area production to the available resources under the different stress situations (Table 2). Previous studies indicated that CG14, a highly weed competitive cultivar, developed a for upland rice unusually high leaf area index up to 8 in the field, followed by a markedly early onset of senescence (Dingkuhn et al., 1998).

Drought effects on leaf area growth were based on different components, depending on the cultivar. The final dimensions of individual leaves contributed little to the overall leaf area reduction caused by drought in IAC47 (Fig. 5), and that the reduction in tiller number was also comparatively small for this cultivar (Fig 1b). By contrast, drought reduced both the length and width of leaves on CG14, and only the length of leaves on Javaé (Fig. 7). This difference in the plasticity of leaf size (CG14 > Javaé > IAC47) was paralleled by a marked plasticity in development rate in CG14, as indicated by a three-fold greater, drought-induced delay in flag leaf appearance compared to Javaé (Table 2). It should be noted that these cultivar differences were observed at constant levels of bulk soil moisture content and on plants spaced sufficiently to avoid competition between them, and therefore reflect different physiological responses to a given resource situation.

At any given developmental stage, as defined by the number of leaves appeared on the main stem, Javaé had more tillers than CG14 and IAC47. This difference was principally the result of the appearance of secondary and tertiary order tillers. Every leaf axil can potentially ability to grow a tiller from its dormant bud, but not all the buds develop. The number of tiller buds is generally much higher than the number of tillers initiated because each tiller rapidly

produces new leaves. Several authors hypothesised that tillering is limited by the availability of carbohydrates (Honda and Okajima, 1970 cited in Hanada, 1993; Ong and Marshall, 1979; Bos and Neuteboom, 1998) and the presence of competing sinks such as the inflorescence or internode elongation (Langer et al., 1964; Kirby and Faris, 1972; Zarrouh et al., 1984). According to detailed studies (Wang and Hanada, 1982; Hanada, 1993; Bos and Neuteboom, 1998), better conditions are required for higher-order tiller buds than for those of lower order. In the course of plant development, tillers of increasingly higher order are formed. At the same time, new competing sinks appear in the form of internode elongation and panicle development. In fact, it would be difficult to distinguish between order effects on tiller initiation and the evolving, internal competition relationships among sinks within the plant. Schnier et al. (1990) reported a linear correlation between RTR and RGR, which had a constant slope during vegetative development and a progressively decreasing slope thereafter. If RGR can be interpreted as an indicator of the internal resource situation, and if we assume that the resource requirements for the initiation of a new tiller is the same across developmental stages, the decreasing response of RTR to RGR during reproductive development would indeed be due to new competing sinks.

In the present study, observations ended with flag leaf appearance, roughly coinciding with the beginning of internode elongation and early stages of panicle growth. Consequently, most of the observed period was vegetative, thus explaining the uniform RTR vs RGR relationships (Fig. 3). More surprising is the robustness of this relationship across cultivars and drought levels. IAC47 is known as having a lower tillering ability in comparison to Javaé or CG14. The values of RGR for IAC47 ranged from 0.03 to 0.18  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$  and 0.03 to 0.22  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$  for CG14 and Javaé. At any developmental stage, RGR of Javaé and CG14 was at least 10 % higher than that of IAC47 (data not presented). These differences in RGR can be interpreted as a cause of apparent cultivar differences in tillering ability. On the other hand, it is also thinkable that inherently different tillering abilities affected growth rates through effects on leaf number per plant (Van Loo, 1993). This hypothesis, however, does not explain the robustness of the observed RTR vs RGR relationship under different drought levels, nor the fact that higher leaf number does not necessarily translate into a greater energy interception and conversion.

Recent studies showed that high specific leaf area (SLA) may be one of the major determinants of vegetative growth vigor (Dingkuhn et al., 1998), which in turn is correlated with cultivars' tillering ability (Dingkuhn et al., 1999) and may to some extent be responsible for it. In the present study, SLA was 32.9  $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$  for CG14, 28.6  $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$  for Javaé and 20.4  $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$  for IAC47 at flag leaf stage.

We conclude that the capacity of each cultivar to accumulate carbohydrates was a principal determinant of tillering. The relationships RTR vs RGR was not influenced by water treatments, cultivars or developmental stages before reproductive phase. Across all phases, a

common RGR threshold of  $0.023 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$  was observed. Higher values for this critical RGR were obtained by Schnier et al. (1990) with a threshold of  $0.055\text{--}0.06 \text{ g.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ , respectively.

CG14 is known as a cultivar with high leaf growth rates, and Dingkuhn et al. (1998) reported that during the juvenile stage the LAI of CG14 was twice that of other upland rice cultivars. Our results did not reveal an early difference between the cultivars. Nevertheless, the components of leaf area development, such as tillering activity (Fig. 1b), mean leaf area per culm (Fig. 4a), individual area per leaf (Fig. 5) and final leaf blade length and width (Fig. 7) differed between the cultivars, and responded differently to drought. During the early reproductive period (between 9<sup>th</sup> and flag leaf emergence) and in the absence of drought, IAC47 had few tillers with large leaves, CG14 had many tillers with large leaves, and Javaé had many tillers with smaller leaves. The production of leaves high in number and large in area on CG14 was probably due to a longer crop duration and high SLA, thereby requiring less assimilates to produce a given leaf area (Dingkuhn et al., 1998).

Drought effects were small during early developmental stages despite constant bulk soil water content, possibly due to uneven distribution of moisture before the root systems were able to explore fully the available soil volume. These parameters were not measured, however. When drought effects became significant, they revealed a marked plasticity of all leaf area components on CG14, including development rate (and thus, leaf number per tiller at a given time), tiller number, leaf length and width, and senescence. Javaé, by contrast, showed very little senescence and variability in development rate, but produced markedly shorter leaves and fewer tillers. IAC47, finally, adjusted to drought by having a strongly reduced development rate, moderate decrease in tillering, but nearly unchanged leaf dimensions and low senescence, as indicated by dead tissue accumulation. Relative growth rate was strongly linked with at least one of the components of leaf area development, namely tillering, and may be used to predict tillering in simulation modelling.

Not much information is available on the manifestation of these response patterns in the field. It appears, however, that Javaé and IAC47, which are both improved cultivars, may have been selected for stable phenological features, such as crop duration (Javaé), low or late senescence (Javaé and IAC47) and leaf size (IAC47). CG14, by contrast is a traditional cultivar with many weedy properties (Dingkuhn and Asch, 1999; Dingkuhn et al., 1999), associated with marked phenotypic plasticity. More studies are required to evaluate the ecological and agronomic value (or disadvantages) of these adaptations, as well as their genetic background.

## 5. Conclusions

We conclude that the three cultivars differed markedly in the components of leaf area, their dynamics and their response to drought. Under well-watered conditions, Javaé showed the high tillering capacity, small size of tillers and leaves, and late senescence typical of high-yielding, lowland-adapted indica cultivars. IAC47 was typical of improved upland-adapted, japonica cultivars (low tillering, large leaves, late senescence), and CG14 showed a comparatively weed-like behaviour (high tillering, leafy, early senescence due to over-production of foliage). Under drought, the components constituting overall leaf area behaved distinctly different among the cultivars, CG14 being extremely plastic in all components, and the two improved cultivars showing stable behaviour with respect to certain components, probably due to selection pressures during domestication and breeding. Although the agronomic value of the different degrees of plasticity of leaf area components is partly common-sensual, it remains to be evaluated quantitatively to become useful information in breeding. Furthermore, the strong trophic control of tillering (RTR vs RGR relationship) and possibly, leaf size and senescence, need further study to understand the morphogenesis and environmental adaptability of a genotype's foliage.

## Acknowledgements

The authors wish to thank Pierre Siband for scientific assistance. We gratefully acknowledge Antonio Gonzaga Damasceno, Maria Pereira do Carmo, José- Francisco Arruda e Silva, Valdir Vaz de Souza for their helps in carrying out the experiment. The authors wish to thank the staff of the Embrapa-Cnpaf, Homeiro Aidar and Pedro Arraes for its lending of greenhouse and for its financial and technical support throughout this trial.



### **Chapitre III**

**Leaf Appearance and Extension Rates on Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) as Affected by Crop Development Stage and Environment**

**Leaf blade Dimensions and Area on Rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Relationships between Tillers and Main Stem**



The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then presents a literature review of the existing research on the topic. The second part of the paper describes the methodology used in the study, including the data collection and analysis techniques. The third part of the paper presents the results of the study, which show that the research objectives have been achieved. The final part of the paper discusses the implications of the findings and provides recommendations for future research.

The results of the study indicate that there is a significant relationship between the variables studied. This finding is consistent with the previous research in the field. The study also found that the research objectives have been achieved, which is a positive outcome. The implications of the findings suggest that there is a need for further research in this area. The recommendations for future research include conducting more studies to explore the relationship between the variables and to identify the factors that influence the results.







# Leaf Appearance and Extension Rates on Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) as Affected by Crop Development Stage and Environment

<b>1. Introduction</b>	<b>45</b>
<b>2. Material and methods</b>	<b>46</b>
2.1. Plant material	46
2.2. Experimental design	46
2.3. Phyllochron and Rate of leaf production	47
2.4. Leaf blade area and elongation measurements	48
2.5. Environmental conditions	48
2.6. Statistical analysis	49
<b>3. Results and discussion</b>	<b>49</b>
3.1. Surface area of fully expanded leaf blades	49
3.2. Leaf appearance rate and apparent leaf elongation duration	50
3.3. Diurnal courses of LER	50
3.4. Global relationship between LER and meristem temperature	51
3.5. Effects of leaf position on LER vs temperature relationships	51
3.6. Effect of time of day on LER	51
3.7. Relationship between LER and final leaf blade length	52
3.8. Synthesis of environmental control of leaf morphogenesis	53
3.9. Synthesis of cultivar differences	54
<b>4. Conclusion</b>	<b>55</b>



## Résumé

La dynamique de la croissance foliaire et l'aptitude à produire des LAI élevés sont des éléments clefs de la vigueur végétative et notamment de la compétitivité vis à vis des plantes adventices. Les variétés *O. glaberrima* Steud. sont reconnues pour présenter ces avantages en comparaison aux variétés *O. sativa* L. La dynamique de la croissance foliaire et ses composantes (tallage et surface individuelle) ont été analysées pour deux variétés *O. sativa* (IAC47, variété pluvial de type japonica et Javaé, variété de bas fond ou irrigué du type indica) et pour un matériel *O. glaberrima* (CG14) sous des régimes hydriques contrastés au cours d'une première étude.

Ce chapitre est consacré à l'analyse du rythme d'émission des feuilles et à la vitesse d'allongement foliaire (LER) sur le maître-brin et sur des talles primaires. Des conditions climatiques variées, en particulier thermique, radiative et de demande évaporative ont été obtenues à partir d'un essai au champ et de deux essais conduits en serre sous des conditions tropicales et tempérées (Goiânia et Montpellier). La vitesse d'allongement foliaire a été mesurée, avec une intégration horaire, sur les étages foliaires 5 à 9 (6 à 10 pour Javaé) sur le maître-brin et sur un échantillon de talles primaires ( $T_2$ ,  $T_3$ ,  $T_4$ ) entre 0 et 0.7 phyllochrone. La température du sol et de l'air, le PPFD et le VPD ont été enregistrés en continu. La température méristématique a été mesurée sur des plantes d'accompagnement et simulée pour certains étages foliaires à partir de la température de l'air, du sol, du VPD et de la radiation. La température à la base de la plante, a été utilisée comme référence pour les observations phénologiques et d'allongement foliaire.

### Vitesse d'émission des feuilles

Au cours de la phase végétative, le phyllochrone est constant pour l'ensemble des variétés étudiées. Il augmente par la suite à partir de la transition entre le stade végétatif et reproductif. Une réponse curvilinéaire du LAR à la température du méristème a été proposée. La température optimale et seuil de développement ont été estimées, à partir d'une fonction asymétrique (fonction Beta), à 28.3/10.8°C pour IAC47, 25.8/14.5°C pour Javaé et 25.6/14.2°C pour CG14.

### Durée d'allongement foliaire

La durée d'allongement foliaire a été calculée sur la base d'une durée apparente, définie de l'apparition de la pointe de la feuille à l'apparition de la ligule.



## Vitesse d'allongement foliaire

En fonction de la variété, le LER et la longueur finale des limbes augmentent graduellement jusqu'aux positions 8 à 10 sur le maître-brin (essai en serre à Montpellier). Cette phase est suivie d'une diminution pour ces composantes. L'occurrence de ces modifications est synchrone à l'échelle du maître-brin et des talles. Les compétitions internes, pour les ressources, dues à l'allongement des entrenœuds et au développement de l'inflorescence pourraient être à la base de cette évolution du profil de LER et de longueur des limbes.

L'analyse du LER en fonction de la température du méristème met en évidence des réponses distinctes entre la phase diurne et nocturne. A température identique et à VPD faible le  $LER_{\text{jour}}$  est supérieur au  $LER_{\text{nuit}}$ . Nous avons déterminé l'effet de la température sur le LER à partir de la régression  $_{\text{nuit}}$  et l'effet additif de la radiation et/ou du VPD ont été analysés au cours de la phase diurne. Nous avons pu observer que l'hystérésis est corrélé positivement à la radiation moyenne journalière et au VPD air. La température seuil du LER, proche de la température de développement, comprise entre 10.1 et 13.6 °C, varie en fonction de l'étage foliaire et de la variété.

A partir de cette analyse et des résultats qui découlent du premier chapitre nous pouvons conclure que la mise en place d'une surface foliaire supérieure chez CG14 est due à un phyllochrone court et à un tallage élevé mais n'est pas fonction d'une vitesse d'allongement et de surfaces individuelles élevées.

Une régulation trophique du LER et de la surface finale des limbes est proposée. Des études complémentaires devront être menées sur la base d'une analyse des jeux de compétition interne pour corroborer cette hypothèse.

## Leaf Appearance and Extension Rates on Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) as Affected by Crop Development Stage and Environment

F. Tivet<sup>a</sup>, M. de Raïssac<sup>a</sup>, B. da Silveira Pinheiro<sup>b</sup> and M. Dingkuhn<sup>c\*</sup>

<sup>a</sup>CIRAD-CA, Programme Cultures Alimentaires, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

<sup>b</sup>EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão, C.P. 179, 74001-970 Goiânia GO, Brasil

<sup>c</sup>CIRAD-Amis, Programme Agronomie, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

---

### Abstract

Rice cultivars differ in their potential to produce a large leaf area, which is needed for vigorous growth and to suppress weeds. *Oryza glaberrima* Steud. cultivars are known to have this capability, more than most *O. sativa* L. cultivars. A previous study analyzed for two *O. sativa* cultivars (IAC47, upland-adapted japonica type; Javaé, lowland-adapted indica type) and one *O. glaberrima* cultivar (CG14) the leaf area dynamics and components under different levels of drought. The present study investigates leaf appearance patterns on main culms and tillers, leaf extension rates (LER) and final leaf blade length and area for the same cultivars in one field and two greenhouse environments. The environments differed strongly in temperature, on the basis of naturally occurring, diurnal fluctuations. Leaf tip and ligule appearance rates and final leaf dimensions were monitored for all leaves produced by the main stem and a sample of primary tillers. LER was measured with hourly integration between 0 and 0.7 phyllochron on leaf positions 5 to 9 (6 to 10 for Javaé) on main stems and a sub-sample of tillers (6 replications). Soil and air temperature, PPFD and VPD were monitored continuously, and meristem temperature was monitored on a subset of plants and extrapolated to the others. The meristem temperature was used as reference for organo- and morphogenetic observations. During vegetative development, leaf appearance rates based on thermal time were constant. Appearance rates were lowest on IAC47, the cultivar having the largest leaves, lowest tiller number and smallest overall leaf area. The estimated optimum and base temperatures for leaf appearance rates, derived from asymmetric Beta functions, were 28.3 / 10.8°C for IAC47, 25.8 / 14.5°C for Javaé and 25.6 / 14.2°C for CG14, respectively. LER and the final leaf blade length increased gradually with leaf position until the 8<sup>th</sup> to 10<sup>th</sup> leaf on the main stem, roughly coinciding with panicle initiation or early reproductive development. This phase was followed

---

\* Corresponding authors. E-mail dingkuhn@cirad.fr

by a marked discontinuity in the patterns of all parameters, involving smaller leaf blades and lower LER, and consequently, longer leaf extension duration. These changes in behaviour occurred in a synchronised fashion on all tillers regardless of their age, and it was hypothesised that internal competition for resources due to the onset of stem elongation and panicle development were partly responsible. The diurnal relationship of LER with meristem temperature generally showed marked hysteresis. Day-time deviations of LER from the relationship observed at night were closely related to PPFD. Overall correlations of LER with meristem temperature indicated a base temperature between 10.1 and 13.6 °C, depending of leaf position and cultivar. The authors conclude that (1) the superior leaf area production of CG14 was related to rapid leaf succession and high tillering, but not to leaf size and LER; and (2) preliminary evidence was found for strong trophic effects on LER and ontogenetic changes in final leaf size. These hypotheses need to be further studied on the basis of internal competition for assimilates.

*Keywords:* *Oryza glaberrima* Steud.; *Oryza sativa* L.; Leaf appearance rate; Leaf elongation duration; Leaf elongation rate; Temperature; Day/night oscillations; Irradiance; Vapor pressure deficit; Developmental stage; Maximum blade width

---

## 1. Introduction

The production and growth of leaves is a main determinant of light interception, crop growth rate and therefore, yield (Gallagher and Biscoe, 1978). The phyllochron, defined as the thermal-time interval between the appearance of two successive leaves on a culm (Wilhelm and McMaster, 1995), is frequently used to predict leaf area dynamics (Carberry et al., 1993; Birch et al., 1998) and to characterize phenological responses of cultivars to temperature (Sié et al., 1998). On cereals, the number of leaves produced on a shoot is finite, and the phyllochron can be used to evaluate the developmental stage of the inflorescence. Matsushima (1957) cited in Nemoto et al. (1995) demonstrated a close relationship between the last four phyllochrons and the development stage of inflorescence of rice, thus enabling predictions of flowering on the basis of leaf appearance (Miglietta, 1991b). After flowering, the leaf area of rice generally decreases because no new leaves appear and the existing leaves are fully expanded.

The phyllochron, tiller number and life span of leaves determine the number of leaves constituting the leaf area index (LAI), but additional information is needed on leaf elongation rates and final size to determine LAI. In crop growth modelling, LAI is therefore usually estimated from overall assimilate budgets and empirical partitioning coefficients (Penning de Vries et al., 1989), instead of aggregating the growth of its components. This approach is efficient in an agronomic research context, whereas the organogenetic approach is useful to



characterize the ecophysiological adaptation strategies and phenotypic plasticity realized in different plant types, such as crop cultivars with different domestication histories. For example, a comparative phenological study by Dingkuhn and Asch (1999) established groups of phenologically similar rice cultivars having common cultivation histories.

Environmental parameters are the driving force of phenotypic plasticity. Temperature is the main determinant of leaf appearance and leaf expansion (Watts, 1972; Yin and Kropff, 1996). Leaf number has been reported to increase linearly (Gallagher, 1979) or exponentially (Cao and Moss, 1989) with accumulated thermal units. The relationship between rate of development and temperature is frequently described by an optimum curve with a sharp maximum (inverted V model observed by Ong and Monteith (1984), or other non-linear models (Yin et al., 1995)).

In addition to temperature, mineral nutrition (Gastal and Nelson, 1994), soil resistance (Masle and Passioura, 1987), water availability (Acevedo et al., 1971), solar radiation (Dale, 1982; Squire et al., 1983) and vapour pressure deficit (Ben Haj Salah and Tardieu, 1996; Lafarge et al., 1998) influence leaf growth rate. In many grasses, day/night oscillations of leaf elongation rate have been related to organ temperature (Kemp and Blacklow, 1980) and water potential (Turner et al., 1986). However, Passioura (1988) reported that leaf expansion responds to changes in soil water status before bulk leaf water potential decreases, and it appears that daily patterns of LER in rice are not strongly linked to leaf water status (Cutler et al., 1980). In addition to environmental parameters, crop development stage also affects LER in rice (Dauzat and Jaffuel, 1999).

In a previous study, Tivet et al. (2000a) found strong differences in leaf area components (tillering, leaf dimensions and number) among an *Oryza sativa* indica, an *O. sativa* japonica and an *O. glaberrima* cultivar, as well as differential, cultivar-specific sensitivities of these components to drought. The present study seeks to characterize leaf appearance and elongation rates for the same cultivars in different environments. We observed considerable variation in the usage of the terms 'morphogenesis' and 'organogenesis'. According to the definitions adopted by Kaufman (1959a), organogenesis describes the processes related to the initiation of organs, whereas morphogenesis describes the processes constituting the eventual structure and dimensions (morphology) of the plant and its organs (Fournier and Andrieu, 1999).

The combined information will be used in a third study to establish an aggregate model of leaf area dynamics for the three cultivars.

## 2. Material and methods

### 2.1. Plant material

The experiments involved three contrasting genotypes of rice: IAC47, an *O. sativa*, japonica, upland-adapted type, bred by the Agronomic Institute of Campinas, Brazil; Javaé, a semidwarf *O. sativa* indica type, grown in lowland and irrigated ecosystems, selected at Embrapa Rice and Beans, in Goiânia, Brazil; and CG14, a traditional, upland and lowland adapted, photoperiod-sensitive *O. glaberrima*, landrace from Casamance in Senegal.

### 2.2. Experimental design

#### Field experiment

A field experiment was conducted in 1997 at the Embrapa research experiment farm (16.28° S, 49.17° W, and 823 m altitude), near Goiânia, Brazil. The climate of the site was characterised by a wet season (approximately 1500 mm rainfall) from October to April, a cold dry season from May to July and a hot dry season from August to September. The cultivars were sown during the hot dry season on 22 July in a randomised block design with four replicates. The plots were 3.6 m wide (12 rows, 30 cm apart) and 6 m long. Plant density was about 85 plants.m<sup>-2</sup>. The soil was a latosol and had 45 % sand, 25 % loam and 30% clay at 0-15 cm depth; and 38 % sand, 30 % loam and 32 % clay at 15-30 cm. A fertiliser was applied under the line of sowing and contained 50 kg N as ammonium sulphate, 120 kg P as triple superphosphate and 70 kg K as KCl per hectare. An additional 70 kg of N was applied as urea in two splits, 30 kg at the onset of tillering and 40 kg at panicle initiation. Weeds were controlled by pre-emergence herbicide (Herbadox, 1l.ha<sup>-1</sup>) and manual weeding. Sprinkler irrigation was carried out every two to three days when necessary to keep the plots at field capacity.

#### Greenhouse experiments

A greenhouse experiment was conducted in 1997 at the same site. A general description of climatic conditions and experimental design is given in a preceeding work (Tivet et al., 2000a). The experiment design was a randomised complete block, using three cultivars and eighteen replicates (pots). This trial was realised during the wet season with sowing from 5 (IAC47 and CG14) to 19 November (Javaé). Seedling emergence was observed at 3-4 days after sowing. In order to avoid competition among plants in a pot, they were thinned to 6 per pot at emergence, 2 per pot at the appearance of the third leaf and 1 per pot at the appearance of the seventh leaf on the main stem. The same cultivars were also grown in a greenhouse at the INRA research site in Montpellier (43.38° N, 3.53° E, and 50 m altitude), France. IAC47 and



August the 20<sup>th</sup> and CG14 in August the 27<sup>th</sup> 1998. The experimental design was a randomised complete block with ten replicates. Twelve seeds were placed at 50 mm depth in 71 pots containing a mixture of silicate sand (1/3, size n°3, Biot, France), organic compost (2/3, Neuhaus N°2, Bolzano, Italie) and Pouzzolane (volcanic component). Emergence occurred 4-6 days after sowing and the plants were thinned to 4 per pot at this stage, 2 per pot at the appearance of the third leaf and finally, 1 per pot at the appearance of the seventh leaf on the main stem. The soil was maintained near water-retention capacity with a modified Hoagland solution corrected with micronutrients.

### 2.3. *Phyllochron and Rate of leaf production*

For all experiments, the appearance of the tip and the ligule of the leaf were recorded on the main stem and on the two first primary tillers for the greenhouse experiments, two-three times per week for all the cultivars (juvenile stage). A modified Haun scale was used, the leaf was counted once its tip was visible and the total number of emerged leaves was expressed on decimal scale, with partially exerted leaves counted according to the fraction of full size appeared. The number of emerged leaves was averaged for four to ten replicates. As suggested by Jame et al. (1999) and to minimize the effect of diurnal temperature variation, thermal time was calculated as the sum of hourly temperature minus  $T_b$ .

A Beta function (see reference in Yin et al., 1995) was used to describe the relationship between leaf emergence rate and meristem temperature:  $LAR = \text{EXP}(\mu) * (T - T_b)^\alpha * (T_c - T)^\beta$  (1) where  $T$  is meristem temperature in °C and  $T_b$  and  $T_c$  are base and critical temperatures, with  $LAR=0$ , and  $\mu$ ,  $\alpha$  and  $\beta$  are the parameters. In this model,  $T_b$  was imposed higher than 8°C and  $T_c$  equal at 42°C (Alocilja and Ritchie, 1991). This rate was defined for the leaves, which appeared in the earlier stage of development. We considered only the leaves which appeared during the basic vegetative phase. Thus, the leaves which emerged four or five phyllochrons (depending on the cultivar) before the appearance of the flag leaf were not taken into account. Temperature was calculated as the mean hourly meristem temperature as described in Tivet et al. (2000b).

### 2.4. *Leaf blade area and elongation measurements*

Destructive measurements were carried out four-five times on field experiments on 4 sub-plots of 0.5 m<sup>2</sup> per cultivar. Final blade length and maximum blade width were measured with a foot rule on 4 to 6 plants per sub-plot and per date. For the greenhouse experiment, destructive measurements were carried out at 5 growth stages corresponding to the appearance of the 4<sup>th</sup>, 5<sup>th</sup>, 7<sup>th</sup>, 9<sup>th</sup> and flag leaf on the main stem. The length and width of all

Table 1. Climatic data recorded at the experimental sites, expressed for meteorological decades as means of daily values (temperature, vapor pressure deficit and photosynthetic active radiation (PAR)). Embrapa-Santo Antônio de Goiás (16.28° S, 49.17° W), Brazil and INRA-Montpellier (43.38° N, 3.53° E), France

Month	Decade	Daily Temperature (°C)			Day-time vapor pressure deficit (kPa)			PAR (MJ.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )
		Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	
<i>Embrapa</i>								
August	1	22.0	14.0	30.5	1.2	0.3	3.2	12.5
	2	22.8	16.5	30.4	1.6	0.5	3.3	11.9
	3	23.4	16.4	31.5	2.7	1.1	3.6	12.3
September	1	23.8	14.9	34.0	3.0	0.8	4.2	11.5
	2	24.9	19.1	32.4	1.9	0.4	3.0	8.3
	3	23.8	18.6	30.7	1.5	0.3	2.4	9.1
October	1	25.3	19.1	32.2	1.4	0.5	3.4	8.4
	2	26.8	20.5	33.9	1.7	0.5	3.9	7.8
	3	24.5	20.0	30.8	0.8	0.1	2.4	7.1
<i>Inra</i>								
August	3	21.5	19.1	24.1	0.8	0.6	1.2	4.6
September	1	22.2	20.6	23.5	0.7	0.4	1.0	3.5
	2	21.7	19.5	23.3	1.7	0.7	2.5	3.5
	3	21.2	20.6	22.6	1.0	0.5	2.1	2.6
October	1	19.2	18.3	20.0	1.0	0.4	1.3	2.3
	2	19.8	18.8	20.4	1.0	0.2	1.5	2.4
	3	18.5	17.2	19.5	0.9	0.7	1.1	2.2
November	1	18.2	17.5	18.8	1.0	0.6	1.4	2.8
	2	18.8	17.7	19.9	1.4	1.1	1.7	4.7
	3	20.0	18.9	20.8	1.6	1.3	1.9	4.4
December	1	20.4	20.1	20.7	1.7	1.4	1.9	4.3
	2	20.6	20.3	21.1	1.4	1.2	1.7	3.0
	3	20.3	20.1	20.9	1.2	0.9	1.5	3.4

Climatic data recorded during the experiment conducted in the Cnpaf greenhouse (Brazil) is given in previous work (Tivet et al., 2000b).

fully unfolded leaf blades on the main stem and primary tillers were measured with a foot rule on 4 to 6 replications (pots) per date, depending on plant development stage, and on several plants per pot. Leaf blade area was estimated by multiplying length \* maximum width with an empirical coefficient which differed slightly between the cultivars (0.71 to 0.74).

Leaf blade elongation rate (LER) was measured with LVDT sensors (Linear Voltage Displacement Transducer, Chauvin Arnoux, Paris, France) on three to six replicates, with plants which are at the same phenological for the two experiments conducted in greenhouse. Measurements began when the leaf emerged from the enclosing sheath, using a sensor attached to the tip of the blade and connected to a datalogger (CR 10, Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK). The stalk weight of the LVDT did not affect the elongation of the leaf. Immediately after the application of the sensor, LER increased but returned to the initial rate some minutes later (no data presented). LER measurements were continuous over several days. To take into account only the growth of the blade, measurement was restricted to the period from the appearance of the leaf tip to 0.7 scale phyllochron. In the experiment conducted in Brazil, only the LER of the sixth and eighth leaf position on the main stem were recorded. A technical problem did not allow to measure LER for the eighth leaf position for Javaé. In Montpellier, LER was carried out on several leaf positions of the main stem, and additionally on primary and secondary tillers for IAC47. The mean LER, calculated from three to six replicates, was used to estimate the relationship of LER vs. meristem temperature on the basis of hourly integration for both variables.

Leaves were identified according to the notation described by Hanada (1993). The main stem was identified coded 0 and the tillers were coded using their parent leaf, e.g. T<sub>1</sub> was the tiller from the axil of the first leaf on the main-stem. The leaf was identified by a ratio, the numerator expressing the leaf position in ascending order on the culm, and the denominator expressing the tiller or the main stem, e.g. 4/0 was the fourth leaf of the main-stem and 5/3 was the fifth leaf of the primary tiller T<sub>3</sub>. The prophyll of the culms was identified as p. This identification thus comprises three parameters: the order of the tiller (primary, secondary, tertiary..), the position of the tiller on the parent tiller and the position of the leaf on the culm.

## 2.5. *Environmental conditions*

The climatic data recorded during the trials conducted in Montpellier and in field are presented in the Table 1. Climatic conditions of the experimented conducted in greenhouse in Goiânia are given in Tivet et al. (2000a). At that site, mean daily air temperature and mean day-time vapor pressure deficit ranged from 28.2°C and 2.5 kPa in November to 26.8°C and 1.6 kPa in January. PPFD ranged from 3.6 to 2.3 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> during the same period.

Air temperature and a relative humidity were measured with a HMP 35A sensor (Vaisala Oy, Helsinki, Finland) located in a ventilated enclosure 2 m above the soil. Soil and meristem

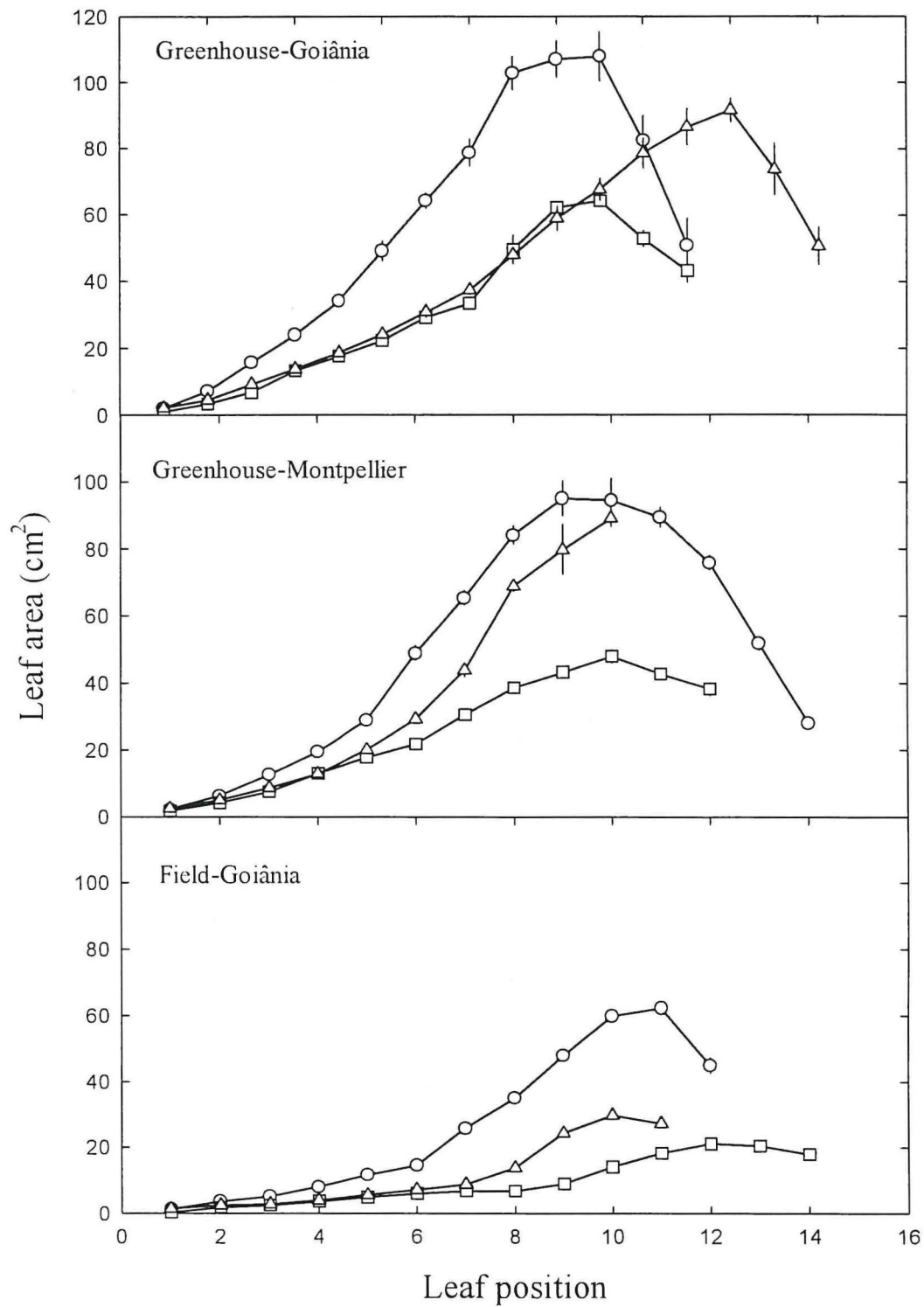


Fig. 1. Ontogenetic changes in final, individual leaf blade area on the main stem for IAC47 (circle), Javaé (square) and CG14 (triangle) as observed in three experiments. Error bars indicate standard errors (SE) for means of three to twenty six replications depending of developmental stage.

temperature were measured with thermocouples (Cu-Cst) placed, respectively, 2 cm in depth and inserted in the meristematic zones (0.4 mm diameter thermocouples), multiplexed in a AM 416 data logger (Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK). Different plants were used for meristem temperature and other observations in order to avoid errors from potential damage to the meristem. A general, empirical, linear model was performed to predict meristem temperature from air and soil temperature, air VPD and PPFD as suggested by Cellier et al. (1993).

PPFD was registered with a cylindrical sensor (PAR/CBE, Solems, Palaiseau, Essonne, France) calibrated with a Li-Cor quantum sensor (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA). During the experiment conducted at the INRA research site, PPFD was supplemented with high pressure sodium lamps (SON-T Agro, Philips Electronics, Ivry, France) from November to the end of the experiment. Leaf elongation, air and soil temperature, humidity and PPFD were registered with dataloggers (CR 10 and 21 X, Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) at 20 s logging intervals and 2 min integration.

## 2.6. *Statistical analysis*

A linear model for the resolution of the meristem temperature, for all the leaf positions investigated, was performed by stepwise, multiple, linear regression using SAS for Windows V. 6.12 (Statistical Analysis Systems Institute, Cary, NC, USA). Half the data collected during the greenhouse and field experiments were used to perform the model and the other half to validate it. The GLM procedure of SAS was used to analyse the effect of the leaf position on the stem or the effect of the cultivar for the same leaf position on the leaf elongation rate. Graphic representations and calculations of confidence intervals for regressions were carried out with SigmaPlot 4.0 for Windows (Jandel Scientific).

## 3. Results and discussion

### 3.1. *Surface area of fully expanded leaf blades*

Final blade areas on the main stem are presented Fig. 1. For most combinations of cultivar and environment, final leaf blade was maximal on the last few leaves appearing before the flag leaf, and declined thereafter. The decrease in blade area occurred generally on leaves appearing after the 4<sup>th</sup> to the last leaf, the appearance of which is associated with panicle initiation flag leaf (Matsushima, 1957 cited in Nemoto et al., 1995), and therefore coincided with the panicle development and the onset of stem elongation.





Table 2. Leaf appearance rate ( $^{\circ}\text{Cd}^{-1}$ ) on the main culm and the two first primary tillers T1 and T2. Leaf appearance rate was calculated for the vegetative phase on the basis of number of emerged leaves and thermal time

Cultivars	Experiments	Culms		
		Main stem	Tiller 1	Tiller 2
		vegetative phase	vegetative phase	vegetative phase
IAC47	greenhouse-Goiânia	0.015	0.017	
	field-Goiânia	0.015		
	greenhouse-Montpellier	0.015	0.015	0.014
Javaé	greenhouse-Goiânia	0.018	0.017	
	field-Goiânia	0.020		
	greenhouse-Montpellier	0.019	0.019	0.017
CG14	greenhouse-Goiânia	0.020	0.021	
	field-Goiânia	0.019		
	greenhouse-Montpellier	0.019	0.019	0.017

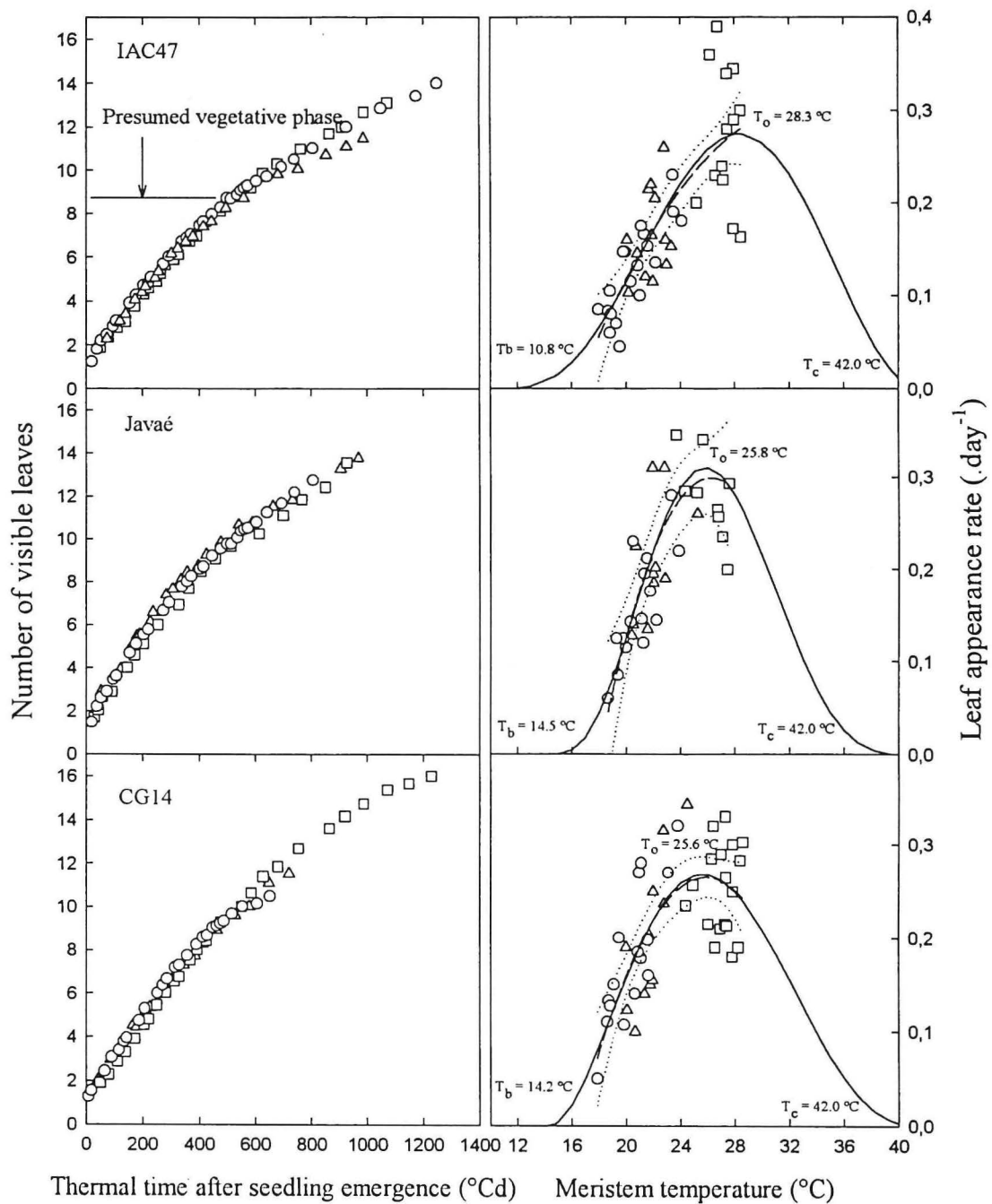


Fig. 2. Changes of the number of leaves on the main stem as a function of thermal time after seedling emergence (base 12°C) (left), and leaf appearance rate as a function of meristem temperature for IAC47, Javaé and CG14 (right) as observed in three experiments (circle: greenhouse Goiânia, square: greenhouse Montpellier, triangle: field Goiânia) during the presumed vegetative phase. Solid line: beta function, short dash: quadratic function with confidence interval at the 0.05 probability level (dotted).

### 3.2. Leaf appearance rate and apparent leaf elongation duration

The number of emerged leaf tips (Fig. 2a) or ligules (data not presented) on main stems followed a curvi-linear function of thermal time on all cultivars similar to those reported by Yin and Kropff (1996), and in contrast to numerous reports on linear relationships (Slafer et al., 1994; Craufurd et al., 1998). The data can also be interpreted on the basis of a bi-linear (broken-stick) function according to Baker et al. (1990), although no clear brake point could be identified that would indicate the transition from vegetative to reproductive stage. For IAC47, the phyllochron of the first 9 leaves after seedling emergence almost constant from seedling emergence onward and decreased for subsequent leaves. This change in phyllochron was probably ontogenetic (Miglietta, 1991a) because no marked change in the environment took place at that time (Table 1). Leaves of Javaé ( $53^{\circ}\text{Cd}\cdot\text{leaf}^{-1}$ ; mean of three environments, Table 2) and CG14 ( $52^{\circ}\text{Cd}\cdot\text{leaf}^{-1}$ ) emerged in a significantly more rapid succession than those of IAC47 ( $67^{\circ}\text{Cd}\cdot\text{leaf}^{-1}$ ) during the initial, nearly linear phase. During the presumed reproductive period (after the marked change in the phyllochron, leaf tip and ligule appearance rates ( $\text{phyllochron}^{-1}$ ) decreased to one-third to one-half of these values.

Leaf appearance rates during the presumed vegetative phase (near-constant phyllochron), pooled from three environments, increased strongly with increasing meristem temperature up to 25 to 28 °C, but then stagnated or decreased (Fig. 2b). The patterns were in keeping with the beta functions observed by Yin et al. (1995) but not fully conclusive because the descending branches were not sufficiently represented. The apparent optimum and base temperatures corresponding to the beta functions were similar to those reported by numerous works (Summerfield et al., 1992; Dingkuhn and Miezán, 1995; Sié et al., 1998). Although some studies on other grasses (Gan and McLeod, 1997; Bos and Neuteboom, 1998) showed differences in phyllochron between the main stem and its tillers, we observed very similar leaf appearance rates on the main stem and the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> tillers (Table 2) as previously reported by Wu et al. (1998) on rice.

The time from leaf tip appearance to the emergence of the corresponding ligule, which is indicative of the main leaf expansion period, was nearly identical with the phyllochron and was in agreement with the work of Yin and Kropff (1996). Consequently, leaf (n) appeared roughly when the ligule of leaf (n-1) emerged. The thermal-time interval from tip to ligule emergence can be interpreted as apparent leaf elongation duration (LED). The overall relationship between LED and phyllochron for the three rice cultivars and three environments was as follows:

$$\text{LED}_{(n)} = 1.473 \cdot \text{Phyllochron}_{(n)} - 21.78 \quad R^2 = 0.95 \quad N = 106 \quad P < 0.0001 \quad (2)$$

For the first leaves on the main stem, LED was identical with the phyllochron, and increased slightly for subsequent leaf positions (data not presented).





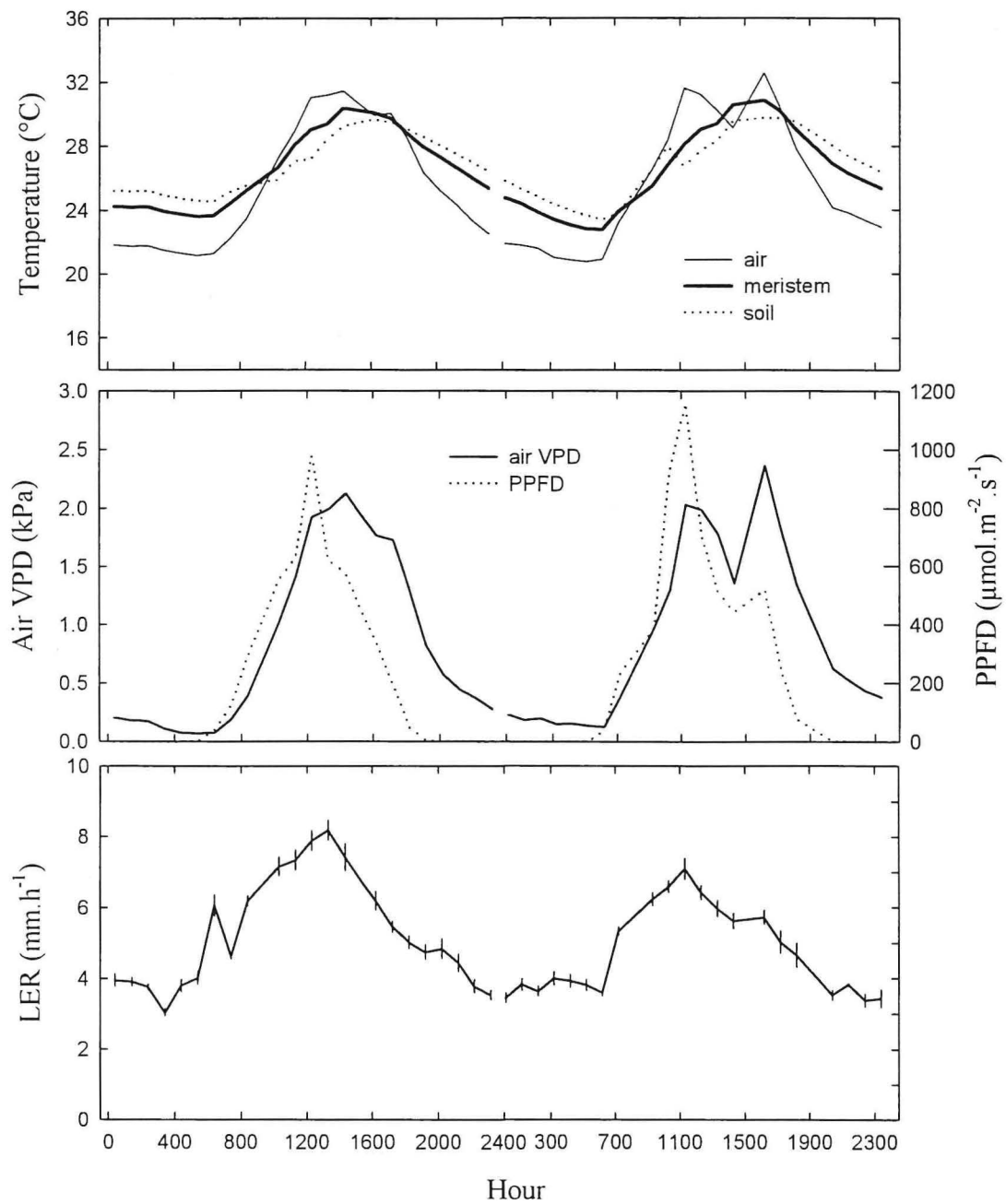


Fig. 3. Daily kinetics of leaf extension rate (LER) and meristem, soil and air temperature, VPD air and photosynthetic photon flux density (PPFD). Continuous measurements with hourly integration on the sixth leaf position on the main stem on IAC47 in the greenhouse at Goiana (Brazil). Error bars indicate standard errors (SE) for means of four replications.

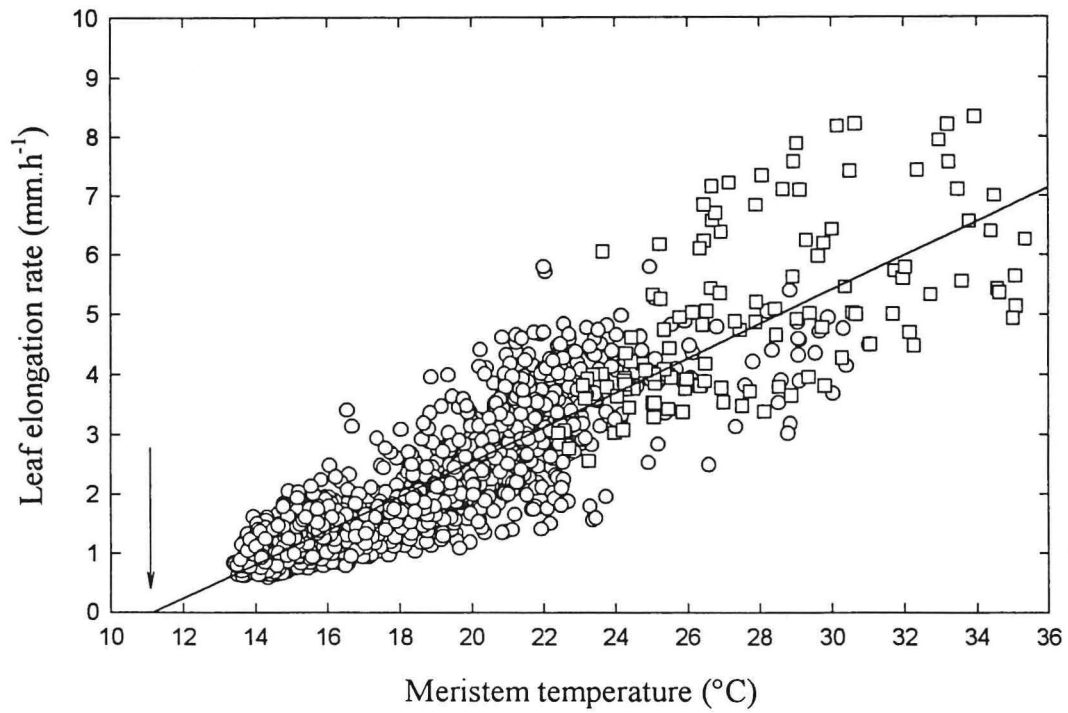


Fig. 4. Lumped hourly observations on leaf elongation rate (LER) vs meristem temperature for IAC47, covering two greenhouse experiments (Montpellier (O) and Goiânia (□)), several leaf positions and all times of day. Day-time VPD ranged from 0.3 to 5.6 kPa (Goiânia) and from 0.1 to 3.9 kPa (Montpellier). Regression line:  $LER = 0.287 \cdot T_m - 3.20$ ;  $R^2 = 0.78$ . Arrow indicates the apparent base temperature for LER.

### 3.3. *Diurnal courses of LER*

Daily kinetics of LER are presented exemplarily for one leaf position (6<sup>th</sup>), cultivar (IAC47) and environment (greenhouse Goiânia) in Fig.3, along with meristem, soil and air temperatures, VPD and PPFD. Time courses were generally similar for other cultivars, leaf positions and environments.

Because internodes had not yet elongated during the measurements, the mean temperature of the meristematic zone was similar to that of the soil and about 2.0°C higher than that of the air. During the day, the meristem temperature was between the temperature of the air and soil. Similar temperature differences were also observed in the field (data not presented), particularly during early crop development stages when light interception was still low and the canopy was sparse (Jamieson et al., 1995). We chose the meristem temperature as standard reference for LER analyses, although we had no conclusive evidence on the comparative physiological relevance of the soil and air temperature.

LER was about twice as high at midday than at night, with oscillation patterns similar to those of T, VPD and PPFD.

### 3.4. *Global relationship between LER and meristem temperature*

Across leaf positions and time of day, hourly measured LER was linearly correlated with meristem temperature (Fig. 4: case of IAC47). This relationship was not different for the two sites ( $Y=0.287X-3.20$ ,  $R^2=0.78$ ), despite markedly different temperatures (Brazil: 22.4°C to 35.4°C; Montpellier: 13.4°C to 31°C). The intercept on X, indicating the apparent base temperature for leaf elongation, was about 11.1 °C for IAC47 (equation shown in Fig. 2). For Javaé, the apparent base temperature was 7.9 °C ( $Y=0.210X-1.66$ ,  $R^2=0.61$ ), and for CG14, 9.0 °C ( $Y=0.208X-1.88$ ,  $R^2=0.73$ ). Although these correlations were highly significant due to a large number of cases (N between 556 and 1450;  $P<0.0001$ ), they were not entirely satisfactory because data scattered strongly (Fig. 4) despite low errors for individual observations (Fig. 3), suggesting the involvement of other factors.

### 3.5. *Effects of leaf position on LER vs temperature relationships*

For all leaf positions investigated, highly significant correlations were found between hourly, diurnal observations on LER and meristem temperature (Table 3). Differences in the slope of these relationships as determined by covariance analysis were in all cases significant between cultivars, and in many cases also between leaf positions. The apparent base temperatures for the different leaf positions ranged from 10.6 to 13.6 °C for IAC47, from 10.1



Table 3. Comparison of the slopes and the x-intercepts of the relation LER vs meristem temperature for different leaf position on the main-stem, different growing periods (day+night and night), and three rice cultivars

Cultivar	Phase		Leaf position on main culm						
			5	6	7	8	9	10	
IAC47	day/night	a	$0.260 \pm 0.012$	$0.365 \pm 0.022$	$0.303 \pm 0.012$	$0.310 \pm 0.012$	$0.219 \pm 0.008$		***
		b	$-3.44 \pm 0.27$	$-4.95 \pm 0.48$	$-3.42 \pm 0.22$	$-3.51 \pm 0.24$	$-2.32 \pm 0.14$		***
		r <sup>2</sup>	0.84 ***	0.80 ***	0.80 ***	0.85 ***	0.76 ***		
	night	a	$0.109 \pm 0.008$	$0.084 \pm 0.057$	$0.177 \pm 0.018$	$0.216 \pm 0.019$	$0.116 \pm 0.012$		***
		b	$-0.81 \pm 0.15$	$0.435 \pm 1.11$	$-1.44 \pm 0.29$	$-2.00 \pm 0.33$	$-0.79 \pm 0.19$		**
		r <sup>2</sup>	0.83 ***	0.06	0.53 ***	0.70 ***	0.44 ***		
		T	14.8 - 31.0	18.3 - 26.1	13.7 - 25.0	14.3 - 24.6	13.4 - 22.4		
		rep.	4	5	3	4	4		
Javaé	day/night	a		$0.305 \pm 0.014$	$0.306 \pm 0.022$	$0.328 \pm 0.010$	$0.457 \pm 0.024$	$0.321 \pm 0.015$	***
		b		$-4.16 \pm 0.32$	$-3.82 \pm 0.43$	$-3.50 \pm 0.17$	$-5.45 \pm 0.44$	$-3.44 \pm 0.26$	***
		r <sup>2</sup>		0.84 ***	0.70 ***	0.90 ***	0.81 ***	0.80 ***	
	night	a		$0.134 \pm 0.009$	$0.165 \pm 0.017$	$0.272 \pm 0.018$	$0.258 \pm 0.041$	$0.160 \pm 0.020$	***
		b		$-1.23 \pm 0.17$	$-1.46 \pm 0.31$	$-2.66 \pm 0.28$	$-2.44 \pm 0.66$	$-1.01 \pm 0.32$	**
		r <sup>2</sup>		0.82 ***	0.70 ***	0.78 ***	0.48 ***	0.53 ***	
		T		14.8 - 30.0	13.9 - 26.0	13.0 - 23.6	14.0 - 23.3	13.6 - 20.7	
		rep.		6	3	3	4	4	
CG14	day/night	a	$0.277 \pm 0.020$	$0.263 \pm 0.010$	$0.247 \pm 0.010$	$0.351 \pm 0.018$	$0.218 \pm 0.009$		***
		b	$-3.42 \pm 0.42$	$-2.97 \pm 0.20$	$-2.50 \pm 0.18$	$-4.02 \pm 0.36$	$-2.29 \pm 0.15$		***
		r <sup>2</sup>	0.69 ***	0.88 ***	0.87 ***	0.78 ***	0.79 ***		
	night	a	$0.197 \pm 0.043$	$0.243 \pm 0.017$	$0.111 \pm 0.012$	$0.242 \pm 0.030$	$0.128 \pm 0.015$		***
		b	$-2.02 \pm 0.83$	$-2.67 \pm 0.31$	$-0.47 \pm 0.185$	$-2.29 \pm 0.54$	$-0.91 \pm 0.24$		***
		r <sup>2</sup>	0.34 ***	0.83 ***	0.65 ***	0.59 ***	0.48 ***		
		T	15.6 - 25.9	15.3 - 26.0	13.2 - 25.3	14.9 - 24.8	13.5 - 23.0		
		rep.	5	6	4	4	3		

a, b: slope and intercept

T: temperature range encountered (°C)

rep.: number of selected plants

ns = not significant

\* = P < 0.05

\*\* = P < 0.01

\*\*\* = P < 0.001



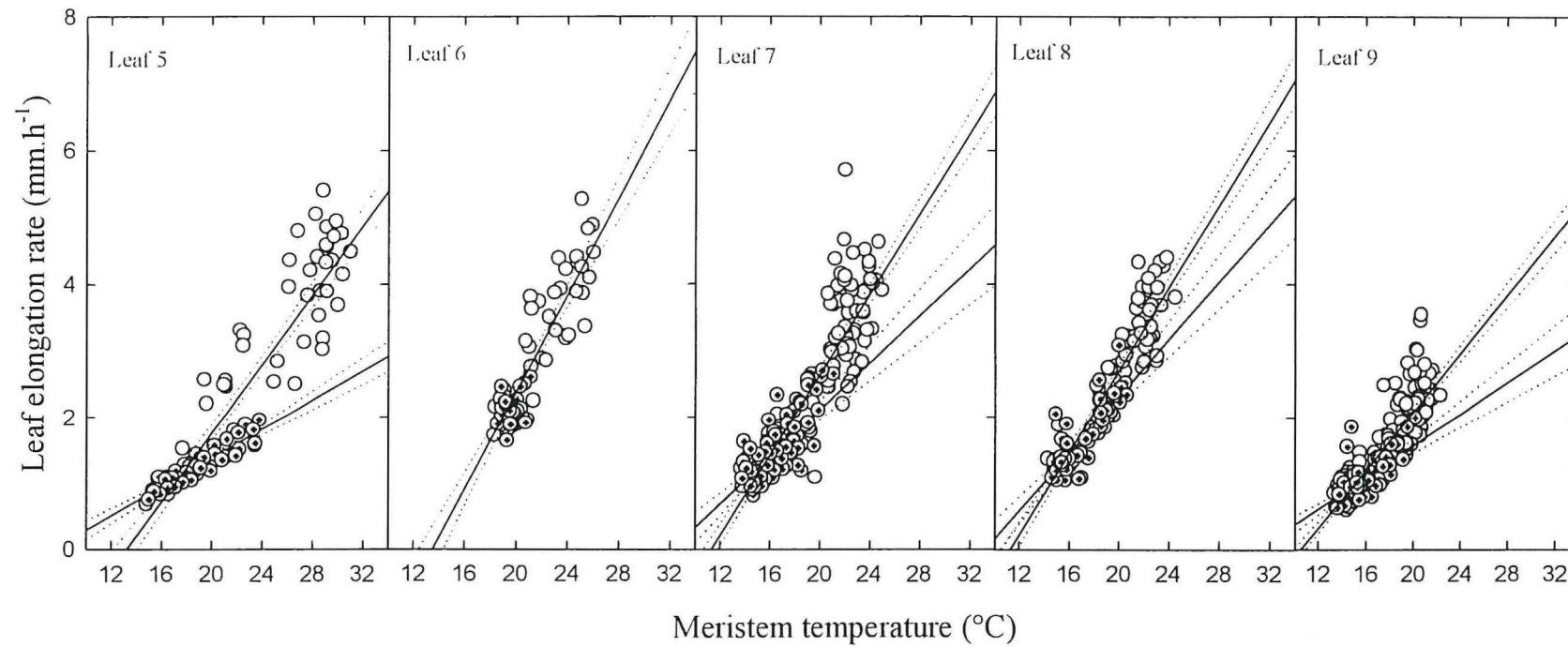


Fig. 5. Leaf elongation rate as a function of meristem temperature. Data obtained on IAC47 for different leaf positions on the main stem. Each point represents a hourly coupled value of meristem temperature and LER. Regression lines indicates relationships for the day+night (open symbols) and night (cross symbol) growing periods. Confidence interval at the 0.05 probability level (dotted line).

to 12.4 °C for CG14 and from 10.7 to 13.6 °C for Javaé. The apparent base temperature was generally higher for the leaves produced during an earlier developmental stage of the crop (lower leaf position on the stem) than during later stages. The slope of the LER vs. temperature relationship for leaves on the main culm was largest in mid-season (6th leaf for IAC47, 9th for Javaé and 8th for CG14), and smaller for leaves appearing earlier or later. These observations could not be linked to phenological events such as panicle initiation because stem dissections were not undertaken.

### 3.6. *Effect of time of day on LER*

Some of the variation in the global relationship between LER and the temperature of the meristem could be attributed to differential behaviour during the day and at night. For example, on four of five leaf positions on IAC47 main stems, the LER vs T slope was significantly smaller for pooled observations at night than during the day (Fig. 5). Observations on the other cultivars were similar (Table 3). This effect was generally associated with a significant hysteresis of the diurnal course of observations plotted on a LER vs T scattergram (Fig. 6a: case of IAC47, 6<sup>th</sup> leaf, Brazil). Between 0630 and 0730 h, the LER vs T relationship shifted upwards by about 2 mm.h<sup>-1</sup>, and shifted back to the ‘basic’ (night-time) relationship in the late afternoon. This hysteresis was present regardless of whether air, soil or meristem temperature was used for the analysis (Fig. 6a: meristem temperature). It is therefore unlikely that leaf temperature, which was not measured, had caused the effect. This hypothesis would call for a leaf temperature significantly higher than ambient temperature, a condition which only materialises when transpiration is low (closed stomata and/or low VPD) and radiation is very high. Neither condition was present in this study, which was based on well-watered and healthy plants.

The hysteresis effect was further analysed by determining for any given leaf position the LER vs. T relationships during the night (Table 3), and to predict with this function the theoretical LER values for every hour of the diurnal cycle. The underlying hypothesis was that during the night, the LER vs T relationship is not confounded by solar radiation effects. As expected, this procedure gave marked under-estimations of LER during the day (Fig. 6b). This discrepancy [LER(obs.) – LER(sim.)] was plotted against time (Fig. 6c) and compared with the time course of the other available environmental parameters, PPFD and VPD (Fig. 6d). The difference between observed and simulated LER (Fig. 6c), which indicates the hypothetical effect of non-thermal influences on LER, exhibited a diurnal pattern similar to that of PPFD and air VPD, indicating that one or both of these parameters were probably responsible for the diurnal hysteresis of LER.

The hypothetical, non-thermal source of variability for LER as shown in Fig. 6c could be reproduced on the basis of diurnal observations for all three cultivars and many of the leaf



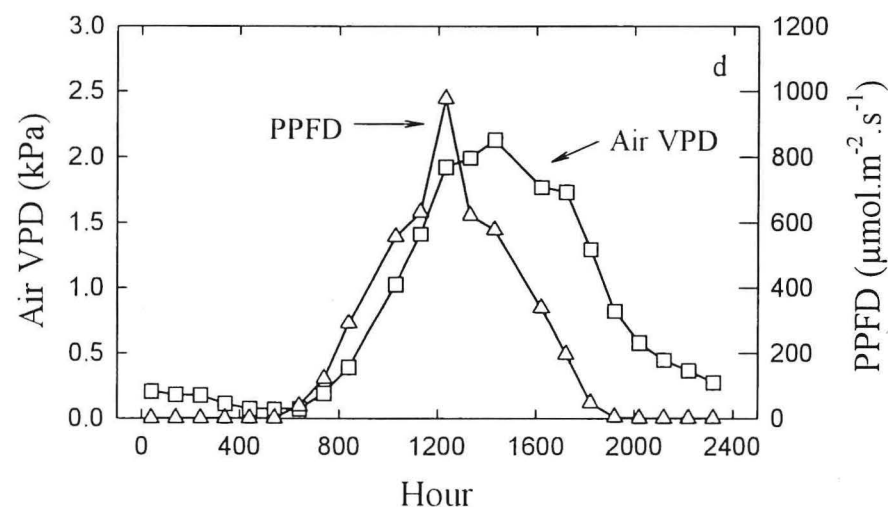
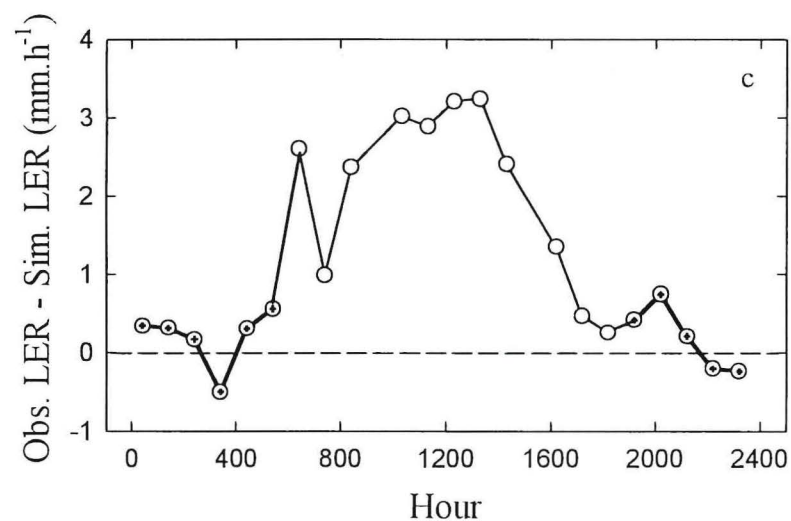
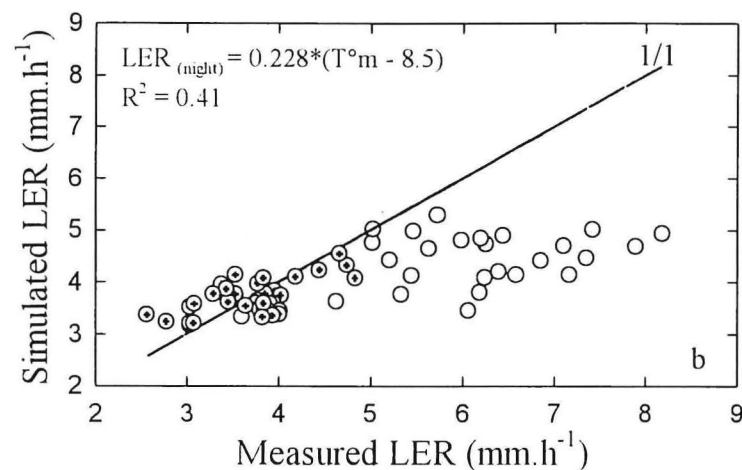
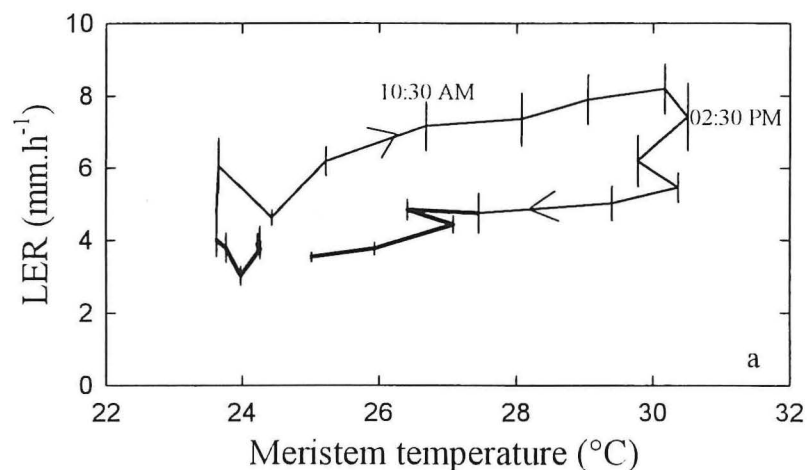


Fig. 6: Detailed diurnal observations on leaf elongation rate (LER) for leaf 6 on IAC47 on 30 November (Greenhouse experiment in Goiânia). a) Changes in the relationship between LER and meristem temperature; error bars indicate standard errors (SE) for means of four replications. b) Simulation of LER using the night-time relationship ( $LER_{night} = 0.228 * (T_m - 8.5)$ ;  $R^2 = 0.41$ ). c) Difference between observed LER and simulated LER. d) Daily kinetic of photosynthetic photon flux density (PPFD) and air VPD. Thin lines and open symbols for day-time values, thick lines and closed symbols for night-time values.

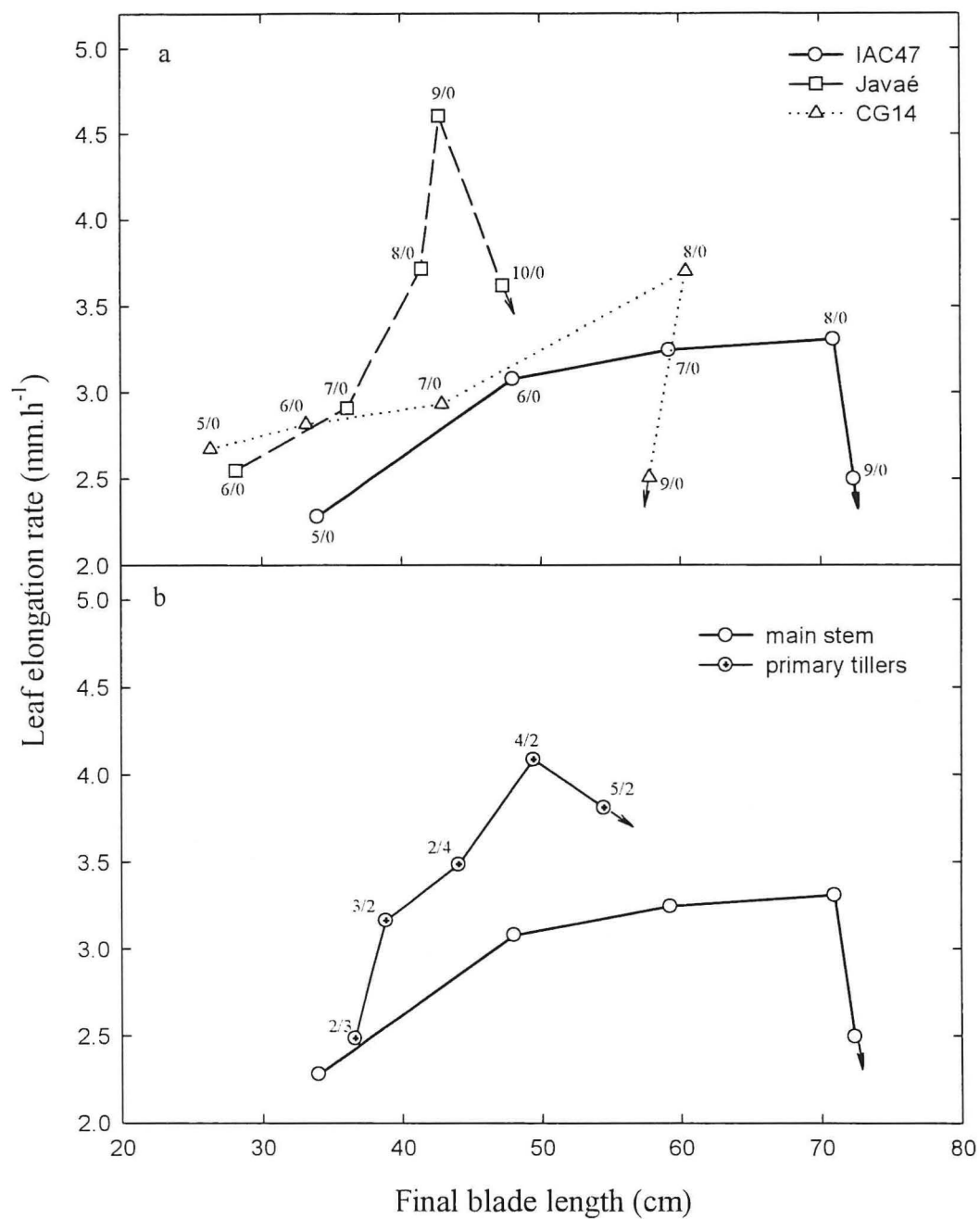


Fig. 7. Leaf elongation rate (LER; adjusted to at 22°C using Table 3) as a function of final blade length, for different positions on a) main stems of IAC47, Javaé and CG14 and b) primary tillers and the main stem of IAC47. Codes for leaf identification consist of one index each for leaf position (ascending) and main stem (main stem or tiller). Results based on greenhouse experiment in Montpellier.



positions investigated (data not presented). It followed generally the time course of PPFD and VPD, but could not be causally attributed to either of them because of strong auto-correlation between these two variables within diurnal datasets. Across days and sites, the hysteresis effect, expressed as the mean LER(obs.)-LER(sim.) during the day, was significantly correlated ( $P < 0.05$ ) with mean PPFD for IAC47 and Javaé, but not for CG14 (data not presented). The intercept of the linear correlations was small, indicating that the hysteresis tended to disappear when PPFD was low.

### 3.7. *Relationship between LER and final leaf blade length*

No common relationship across tillers or leaf positions was found between LER and final leaf blade length (Fig. 7), indicating that LER, even under stress-free conditions, was not strictly a function of potential leaf size. Successively appearing leaf blades generally showed a pattern of increasing LER and final length until the 8<sup>th</sup> or 9<sup>th</sup> leaf, followed by a much lower LER for the following leaf. This phenological drop in LER coincided roughly with the transition from the vegetative to the reproductive growth phase, and might therefore be related to competition for internal resources with evolving sinks, such as panicle development and stem elongation. This observation also supports our hypothesis that LER is partly under trophic control, in addition to thermal control, as indicated by the apparent effects of PPFD.

Although the three cultivars showed similar relative LER vs length patterns across leaf positions, they differed strongly in absolute levels of LER and final blade length (Fig. 7a). IAC47, which had the longest leaves, exhibited the lowest LER. The opposite was true for Javaé, and CG14 was intermediate. Among the culms of a plant, we observed a higher LER / length ratio for leaves on primary tillers as compared to the main stem (Case of IAC47: Fig. 7b). The tillers, although ‘younger’, were synchronised with the main stem with respect to the drop in LER at the onset of the reproductive growth phase. As described in a previous paper (Tivet et al., 2000b), this synchronisation among tillers was also observed for final leaf size. In the present study, the decrease in LER was observed on the 9<sup>th</sup> leaf of the main stem, and the reduction in leaf size was manifest from the 10<sup>th</sup> leaf onwards. A more detailed study would be necessary to determine whether the differentiation (period of cell divisions) of smaller leaves and the drop in LER of expanding leaves occurred simultaneously, and coincided with the initiation of a competing, reproductive sink, in which case the same physiological event would have triggered these phenomena on all tillers.

### 3.8. *Synthesis of environmental control of leaf morphogenesis*

#### Thermal effects

Under the experimental conditions, which were characterised by strong variations in

temperature and VPD (both diurnally and among sites) and the absence of drought and nutritional stresses, temperature was the main factor controlling leaf appearance and elongation rates. Organogenesis, as characterised by leaf appearance, followed a non-linear function of thermal time after an initial linear phase (Fig. 2). Its non-linearity can be either interpreted as a gradual increase of the phyllochron (Migletta, 1991a) or on the basis of a bi-linear (broken-stick) model (Baker et al., 1990), in which case the break point may coincide with the onset of reproductive development (Nemoto et al., 1995). The available data are compatible with both interpretations, although the presence of a near-perfect linear relationship during vegetative development suggests the presence of a discontinuity during mid-season.

Despite different crop durations in the three environments, presumably caused by temperature and photoperiodism, leaf appearance vs thermal time patterns were extremely robust, indicating that temperature was indeed the main environmental determinant of the phyllochron. Nevertheless, the robustness of this function across thermal environments is surprising because leaf appearance rates ( $\text{day}^{-1}$ ) depended non-linearly on the meristem temperature, and appeared to follow an optimum curve.

Leaf extension rates were characterised by a high day-time rate and a low night-time rate. Our choice to relate LER to the meristem temperature, and not to the air temperature, was based on basal location of the elongation zone in grass leaves. Previous studies support this decision (Kleinendorst and Brouwer, 1970; Watts, 1972). However, the observation of a hysteresis during the diurnal cycle was not affected by this choice, and indicated that temperature was the main, but not the only significant factor for LER.

The apparent base temperature for LER between the leaves on the same culm (IAC47, Fig. 4), ranged from 10.6°C to 13.6°C. It indicates that base temperatures for development and growth are quite similar as reported by Lafarge et al. (1998) on *Sorghum*.

#### Non-thermal effects

The non-thermal, probably environment-driven effects on morphogenesis observed here include the diurnal hysteresis for LER and the (probably) simultaneous decrease in LER and final leaf length after the onset of reproductive development. For both phenomena, we propose a trophic (assimilate-supply related) explanation, although more detailed studies are required to confirm these hypotheses.

The diurnal hysteresis effect is consistent with the results of Squire and Ong (1983) on pearl millet, although others authors (Ong and Monteith, 1984; Ben Haj Salah and Tardieu, 1996) reported a linear response of hourly measured LER to temperature. In accordance with our results, Dale (1982) and Squire et al. (1983) reported irradiance effects on LER, although some authors suggest that this effect may only occur in plants starved for assimilates (Kemp and Blacklow, 1980; Skinner and Nelson, 1994). It has also been demonstrated that LER is not altered by the modification of carbohydrate deposition in a growth zone under low irradiance

(Schnyder and Nelson, 1989). Furthermore, Ben Haj Salah and Tardieu (1996) on maize and Gastal et al. (1992) on tall fescue observed no effects of low PPFD on LER of autotrophic leaves. Similarly, Granier and Tardieu (1999) demonstrated on sunflower (*Helianthus annuus* L.) that expansion and division rate were affected by absorbed PPFD only during the initial stage of leaf development from leaf initiation to the end of exponential division of each leaf zone. Leaf expansion was not affected by a reduction of PPFD during the rapid expansion period. Finally, the work of Tardieu et al. (1999) does not support the hypothesis that LER is modulated by the current carbon balance.

High day-time LER might also be linked to turgor (Hsiao, 1973), which in turn may vary with diurnal variations in sucrose concentration. Although a hypothetical radiation effect on LER may be partly due to osmotic relationships, diurnal changes in LER can be quite independent of leaf water relations (Cutler et al., 1980).

Acidification of the cell wall, stimulated by light (Van Volkenburgh et al., 1985), may enhance LER during the day. The LER of maize was found to be correlated with the pH of the walls (Van Volkenburgh and Boyer, 1985).

Alternatively, it is also possible that the absence of light during the night accounted for the diurnal hysteresis of LER. Seneweera et al. (1995) on rice found a correlation between LER and the activity of sucrose-metabolising enzymes. Light intensity alters the phosphorylation status of sucrose-metabolising enzymes such as SPS (Sucrose-Phosphate Synthase), and thereby activity (Huber and Huber, 1992).

Slopes and x-intercepts of the relationship LER vs meristem temperature differed between leaves of the same culm. This result was not in agreement with the studies of Lafarge et al. (1998) on *Sorghum* who observed similar elongation rates among leaves during the linear phase of expansion. The decrease in LER and final leaf blade size, which both occurred roughly at the time of floral initiation on all tillers, has also been reported by Borril (1959). Before this event, LER and leaf size both tend to increase as a function of leaf position. Borril (1959) and Parsons and Robson (1980) linked the decrease of LER and leaf size to the earliest stage of reproductive development. It is therefore possible that the initiation of additional sinks in the plant, such as the developing inflorescence and onset of stem elongation, increase competition for assimilates within the plant and cause a reduction in LER and potential leaf size. Leaf dimensions of rice are generally highly sensitive to resources, such as soil fertility (Dingkuhn, unpublished data), and to the environment in general (Fig. 1: greenhouse vs field study in Brazil).

### 3.9. *Synthesis of cultivar differences*

In a previous, related study (Tivet et al., 2000a), tillering and leaf area dynamics were reported for IAC47, Javaé and CG14, with CG14 producing a larger leaf area per plant than

the two other cultivars. Individual leaf size, however, was largest for IAC47 and smallest for Javaé (Fig. 1), whereas IAC47 had the lowest leaf appearance rates (or conversely, the largest phyllochron) (Table 2). Cultivar differences were less clear for LER, which showed no clear relationship with final leaf blade length (Fig. 7). As discussed in the previous section, effects of assimilation rate (as may be hypothesized from apparent effects of PPFD on LER) and internal competition for resources (hypothesis of emerging reproductive sinks) probably masked any inherent cultivar differences in LER. The superior overall leaf area production of the *O. glaberrima* CG14, particularly when compared to the much lower leaf area on IAC47 (Tivet et al., 2000a) and other tropical, japonica, upland-adapted rices (Dingkuhn et al., 1999), was therefore due to a higher leaf appearance rate (Table 2) and greater tillering capacity (Dingkuhn et al., 1998; Tivet et al., 2000a), but probably not to LER. This observation stands in marked contrast with findings on forage grasses, indicating that LER is positively correlated with forage yield (Horst et al., 1978), but negatively correlated with tillers per plant (Jones et al., 1979) and leaf appearance rate (Zarroug et al., 1984).

#### 4. Conclusion

This study investigated patterns of leaf appearance, elongation rates and final length and surface area on main stems and tillers of three rice cultivars under variable temperatures and VPD. During vegetative growth, leaf appearance rates were constant and lowest in IAC47, the cultivar having the largest leaves, smallest tiller number and smallest overall leaf area. LER increased with leaf position during this phase. The superior leaf area production of CG14, as observed in a precursor study, was related to rapid leaf succession and high tillering, but not to LER and final leaf blade size.

During the presumed transition from vegetative to reproductive development, leaf appearance rates and LER dropped significantly. From this stage onwards, final leaf size also decreased. These changes in behaviour occurred in a synchronised fashion on all tillers, and it was hypothesised that internal competition for resources due to the onset of stem elongation and panicle development were partly responsible. The observed diurnal hysteresis of the LER vs temperature relationship could be related to PPFD, thereby further supporting the case for a partially trophic control of LER. In conclusion, leaf organogenesis was found to be under thermal control, on the basis of functions that changed little among environments. Leaf extension rates and final size, by contrast, were apparently also controlled by internal resources, possibly explaining ontogenetic changes in final leaf size and LER. The latter hypothesis needs to be followed up by relating organ size and LER to internal competition for assimilates.

## **Acknowledgements**

The authors wish to thank François Tardieu for valuable scientific assistance and provision of research facilities; Pierre Siband for scientific assistance; Philippe Barrieu and Jean-Jacques Thioux for technical assistance in Montpellier (INRA-Lepse); Antonio Gonzaga Damasceno and Nilo Lopes for technical support in Goiânia; and Homeiro Aida and Pedro Arraes at EMBRAPA-CNPAP (National Center of Rice and Beans, Goiânia, Brazil) for material and logistical support.







The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to a literature review, where the existing research on the topic is examined. The methodology section describes the research design and the data collection process. The results section presents the findings of the study, and the conclusion summarizes the main points and offers suggestions for future research.

The study was conducted in a laboratory setting, where the participants were asked to perform a series of tasks. The data was collected using a specialized software package, which allowed for the recording of various variables. The results were then analyzed using statistical methods, and the findings were compared to the existing literature.

The findings of the study indicate that there is a significant relationship between the variables studied. This relationship was found to be consistent across the different groups of participants. The results also suggest that the research has practical implications for the field of study.

In conclusion, the study has provided valuable insights into the topic. The findings are consistent with the existing literature, and the research has identified areas for further investigation. The study also highlights the importance of the research and the need for further exploration in this field.

The second part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to a literature review, where the existing research on the topic is examined. The methodology section describes the research design and the data collection process. The results section presents the findings of the study, and the conclusion summarizes the main points and offers suggestions for future research.

The study was conducted in a laboratory setting, where the participants were asked to perform a series of tasks. The data was collected using a specialized software package, which allowed for the recording of various variables. The results were then analyzed using statistical methods, and the findings were compared to the existing literature.

The findings of the study indicate that there is a significant relationship between the variables studied. This relationship was found to be consistent across the different groups of participants. The results also suggest that the research has practical implications for the field of study.

In conclusion, the study has provided valuable insights into the topic. The findings are consistent with the existing literature, and the research has identified areas for further investigation. The study also highlights the importance of the research and the need for further exploration in this field.

**Leaf blade Dimensions and Area on Rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Relationships between Tillers and Main Stem**

<b>1. Introduction</b>	<b>60</b>
<b>2. Materials and methods</b>	<b>61</b>
2.1. Plant material	61
2.2. Experimental design and management	61
2.3. Sampling	62
<b>3. Results</b>	<b>62</b>
3.1. Patterns of final blade area on main stem and tillers	62
3.2. Maximum blade width and final blade length on main stem and primary tillers	63
<b>4. Discussion</b>	<b>63</b>



## Résumé

Une analyse comparative de la croissance des talles et du maître-brin a été réalisée afin de mettre en évidence les interactions existantes entre ces ramifications. Le profil de surface et les dimensions des limbes du maître-brin et des talles primaires ont été enregistrées pour les trois variétés étudiées.

### Les profils foliaires maître-brin et talles

Le profil de surface foliaire de la première talle primaire ( $T_1$ ) est comparable à celui du maître-brin. Sur une échelle phyllochronique croissante du maître-brin (cohorte d'apparition), on observe que: i) la surface des feuilles successives augmente pour le maître-brin et  $T_1$  au cours du stade végétatif et décroît par la suite; ii) cette baisse intervient au même stade phyllochronique pour les talles et le maître-brin et résulte essentiellement d'une diminution de la longueur finale des limbes.

### Dimensionnement des limbes

Trois hypothèses ont été testées afin d'analyser les profils de longueur et de largeur des limbes entre les ramifications. La longueur et la largeur des limbes sont fonction : i) de la position de la feuille sur la ramification (échelle spatiale), ii) de la date d'apparition du limbe (échelle temporelle, cohorte d'apparition), iii) de la somme des indices de position des feuilles et des talles (échelle architecturale, SIP). Ces comparaisons mettent clairement en évidence que les talles ne peuvent être considérées comme des réitérations du maître-brin, l'utilisation des cohortes et de SIP rendent compte du maximum de variabilité observée pour les longueurs et largeurs des limbes entre les ramifications.

Les cohortes d'apparition ont mis en évidence une parfaite synchronisation tout au long du cycle entre le maître-brin et les talles primaires. Les longueurs des limbes des talles sont néanmoins plus faibles au cours des stades précoces de développement, elles sont comparables, au sein d'une cohorte, à partir du passage au stade reproductif (initiation paniculaire).





## Leaf blade Dimensions and Area on Rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Relationships between Tillers and Main Stem

FLORENT TIVET<sup>†</sup>, BEATRIZ DA SILVEIRA PINHEIRO<sup>‡</sup> and MICHAEL DINGKUHN<sup>\*†</sup>

<sup>‡</sup> National Center of Rice and Bean Breeding, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, C.P. 179, 74001-970 Goiânia GO, Brasil and <sup>†</sup>Annual Crops Department and Improving Methods for Scientific Innovation Department, Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

The aim of this study is to investigate ontogenetic patterns of leaf blade area and dimensions on the main stem and tillers of three rice cultivars IAC47, Javaé (*O. sativa* L.) and CG14 (*O. glaberrima* Steud.). Patterns of individual leaf blade area for the primary tiller ( $T_1$ ) showed a strong relationship with that of the main stem for all cultivars. Area of subsequently appearing blades increased during vegetative development and then decreased. The decrease was simultaneous among main stem and tillers, and was due to blade length only. Graphic superimposition of blade length or width patterns for different culms indicated a strong synchronising effect of overall plant development. Tiller behaviour was therefore not independent, and leaf cohorts were uniform once tillers had caught up with the main stem.

**Keywords:** crop development, phenology, leaf area dynamics, leaf position, sum of leaf and tiller index, leaf blade length and width.

### 1. Introduction

Katayama (1951), cited in Hanada (1993), postulated that the appearance of the tillers on the main stem of rice is synchronous with the appearance of leaves. A fixed pattern of tiller production, based on a Fibonacci series, was calculated from the phyllochron on the main stem. The same approach was used on wheat by Masle-Meynard and Sebillotte (1981), Boone, Rickman and Whisler (1990). Katayama (1951) demonstrated on rice that three phyllochrons separate the appearance of a culm from the appearance of its first tiller, and one phyllochron separates the appearance of two successive tillers on the same culm. Thus, the appearance of the fourth leaf on the main stem coincides with the appearance of the first leaf of  $T_1$ .

\* For correspondence: CIRAD-AMIS, Avenue d'Agropolis, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France. Fax 33.4.67.61.71.19, e-mail dingkuhn@cirad.fr



Some authors suggested that leaves growing on different culms at the same time have similar final sizes (Katayama, 1951; Kemp, 1981). On the other hand, some authors used empirical functions to describe individual leaf area of tillers (Amir and Sinclair, 1991; McMaster *et al.*, 1991; Van Loo, 1993). Recently, Bos and Neuteboom (1998a) demonstrated that the variability of maximum blade width and leaf extension rate (LER) for leaves growing on different culms is related to the sum of the genealogical leaf index and tiller index. The objective of this study was to compare the various hypotheses on leaf size vs position relationships on the basis of a greenhouse trial involving three genetically and agro-ecologically contrasting rice cultivars.

## 2. Materials and methods

### 2.1. *Plant material*

The experiment involved three genetically contrasting rice cultivars: IAC47, an *O. sativa* japonica upland type bred by the Agronomic Institute of Campinas, Brazil; Javaé, a semidwarf, *O. sativa*, indica type, growing in lowland and irrigated ecosystems, selected at the Embrapa Rice and Beans centre in Goiânia, Brazil; and the traditional, photoperiod-sensitive, *O. glaberrima* landrace CG14 from Casamance in Senegal adapted to both upland and lowland ecosystems.

### 2.2. *Experimental design and management*

A greenhouse experiment was carried out during the wet season with sowing from 5 (IAC47 and CG14) to 19 November (Javaé) in 1997 on the Embrapa Research Experiment Farm (16.28° S, 49.17° W, and 823 m altitude), near Goiânia. The design was a randomised complete block with 18 replicates (pots) per cultivar. The soil was a latosol and had 45 % sand, 25 % loam and 30 % clay. One day before sowing, a pre-mixed fertiliser was applied to each pot following local standard recommendations. Pots were protected from heat using tinfoil, and soil surface evaporation was minimised with glumes of rice.

Twelve seeds were placed at 50 mm depth in each pot. In order to avoid competition among plants in a pot, they were thinned to 6 at emergence, 2 at the appearance of the 3<sup>rd</sup> leaf and 1 at the appearance of the 7<sup>th</sup> leaf on the main stem.

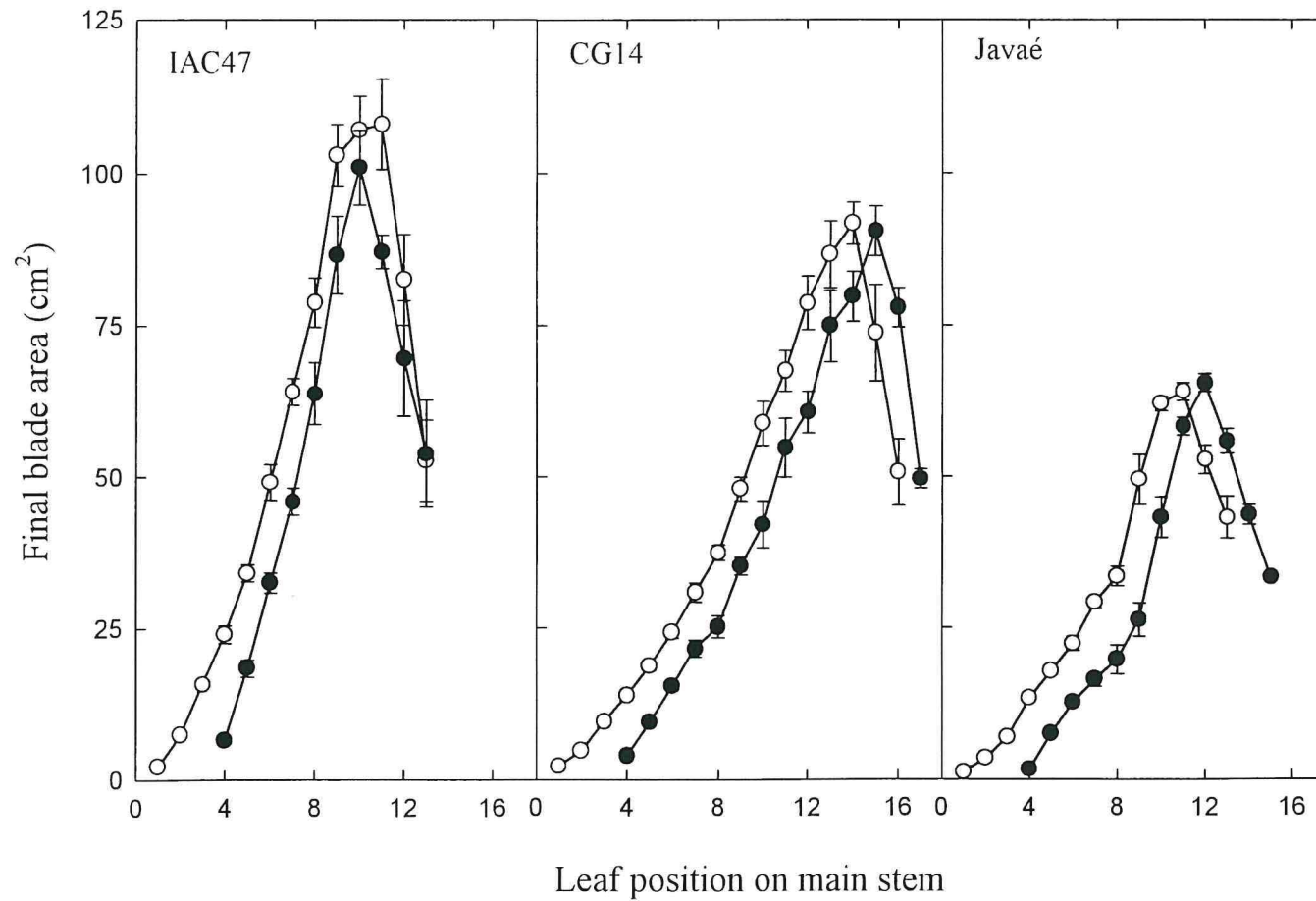


FIG. 1. Patterns of final leaf blade area on the main-stem (open symbol) and on the first primary tiller (filled symbol) for three rice cultivars (IAC47, Javaé and CG14). Vertical bars indicate twice the s.e.m of means of 4 to 6 replications.

Mean air temperature and mean day-time vapor pressure deficit ranged from 28.2°C and 2.5 kPa in November to 26.8°C and 1.6 kPa in January. PPFD ranged from 3.6 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> to 2.3 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> during the same period. The soil was kept at field capacity with daily irrigation.

### 2.3. *Sampling*

Destructive measurements were carried out at 5 growth stages corresponding to the appearance of the 4<sup>th</sup>, 5<sup>th</sup>, 7<sup>th</sup>, 9<sup>th</sup> and flag leaf on the main stem. The length and width of all fully unfolded leaf blades on the main stem and primary tillers were measured with a foot rule on 4 to 6 replications (pots) per date, and on several plants per pot. Leaf blade area was estimated by multiplying length \* width with an empirical coefficient which differ slightly between the cultivars (0.71-0.74). Phenological observations (leaf tip and ligule appearance, tiller appearance) were made on a daily basis.

## 3. Results

### 3.1. *Patterns of final blade area on main stem and tillers*

The final surface area of individual leaf blades was largest for IAC47, intermediate for CG14 and smallest for Javaé (Fig. 1). Patterns of final blade area on the main stem and first primary tiller (T<sub>1</sub>) were very similar on all cultivars. The final area of subsequently appearing leaf blades increased gradually and attained a maximum soon after the estimated time of panicle initiation, corresponding to the appearance of the 10<sup>th</sup> (IAC47) to 14<sup>th</sup> (CG14) leaf (Fig. 1). The maximum was followed by a marked decline, thus affecting the last 2-3 phyllochrons before flag leaf appearance. The maximum occurred near-simultaneously (within 1 phyllochron) on all culms, and the largest leaf blade had about the same area on all culms, regardless of tiller order (data for T<sub>2</sub> to T<sub>5</sub> not presented). Consequently, cohorts of leaves were nearly uniform from panicle initiation stage onwards, but were heterogeneous during earlier stages, due to the small leaves produced by young tillers.

There was a tendency among primary tillers to develop and mature about 1 phyllochron later than the main stem, as indicated by the leaf position producing the largest leaf, and by the time of flag leaf appearance.



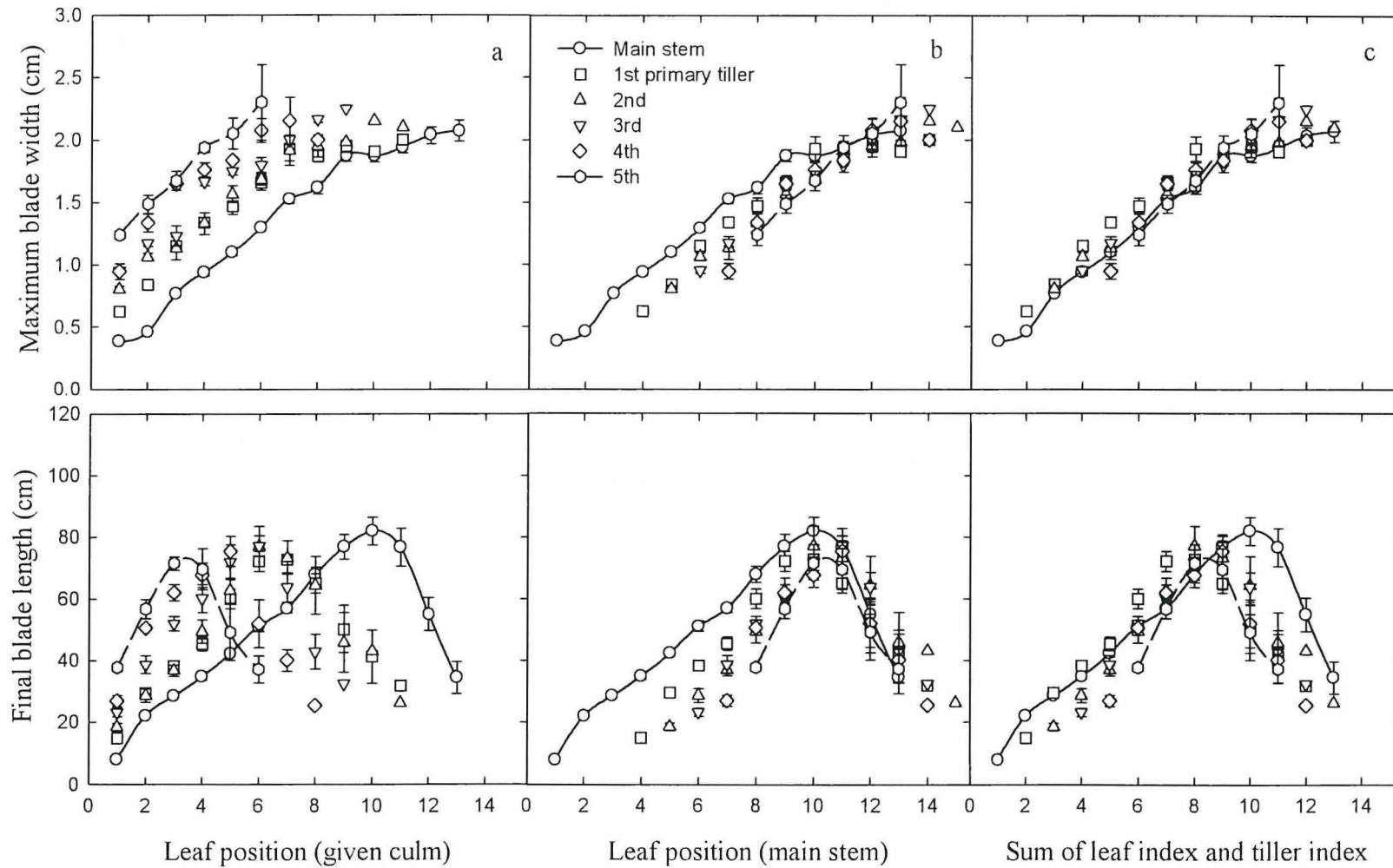


FIG. 2: Maximum leaf blade width and final length on IAC47 rice, as a function of: a) leaf position on the individual culm (main stem or tiller); b) leaf position on the main stem (cohort); and c) sum of genealogical leaf index and tiller index; as observed on the main stem and the five primary tillers. Vertical bars indicate twice the s.e.m of means of 4 to 6 replications.

### 3.2. *Maximum blade width and final blade length on main stem and primary tillers*

Patterns of maximum blade width on the main stem showed a gradual increase and then levelled off during the last four to five phyllochrons before flag leaf appearance (IAC47: Fig. 2; data not presented for the other cultivars). Final blade length, by contrast, decreased strongly for the ultimate three-five leaves.

In order to compare the behaviour of tillers T1 through T5 with that of the main stem, data were graphically overlayed in three ways, corresponding to three theories of relationships among culms: (1) projection according to leaf position on the individual culms, corresponding to the hypothesis of independently developing culms (Fig. 2a); (2) projection according to leaf position on main stem, corresponding to the concept of cohorts (Fig. 2b); and (3) projection according to the sum of leaf index and tiller index, according to Bos and Neuteboom (1998a) (Fig. 2c).

Projection 1 (Fig. 2a) demonstrates that the main culm and T1 to T5 behaved markedly differently, and therefore cannot be described as a clone of independent culms. Projection 2 (Fig. 2b) shows that cohorts were relatively uniform with respect to leaf width, but had extremely variable leaf length whenever young tillers were present. Projection 3 (Fig. 2c), finally, validates fully the rule of equal behaviour for blades having the same sum of tiller and leaf indices (Bos and Neuteboom, 1998a) for leaf width. For leaf length, however, this rule appeared to be fully valid only among tillers, while the main stem behaved differently.

## 4. Discussion

The observed decline of final leaf area occurred began at floral initiation, which takes place 3 to 4 phyllochrons before the appearance of the flag leaf (Nemoto, Morita and Baba, 1995). Abbe, Randolph and Einset (1941) proposed a direct relationship between apex size and the maximum width of successively appearing blade on a culm, thus possibly explaining why leaf width, increased throughout plant development in our study. The observed decline in maximum blade length, on the other hand, might be due to increased competition for resources after panicle initiation and onset of stem elongation (Borril, 1959; Maas, Arkin and Rosenthal, 1987; Maan, Wright and Alcock, 1989). Neither hypothesis could be validated in this study.

The representation of final blade length and width as a function of leaf position on main stem showed that cohorts were quite homogenous and followed synchronised patterns of change at mid-season, possibly reflecting an equilibrated distribution of resources among leaves growing on different tillers at this stage (Fig. 2b). However, during earlier stages of development, final length and maximum blade differed strongly between the main stem and all the primary tillers. It appears therefore that tillers have a general tendency to catch up with

the growth of main stems and to develop in synchrony with them, although they initially produce much smaller leaves. In conclusion, our work confirms the results of (Bos and Neuteboom, 1998a) on wheat, who postulated strong communalities among leaves having the same sum of genealogical leaf and tiller indices, but cannot confirm the hypothesis that leaves belonging to the same cohort have similar dimensions (Katayama, 1951; Kemp, 1981). On the other hand, it was clearly demonstrated that tillers cannot be considered as identically behaving clones of the main stem.

### **Acknowledgements**

The authors wish to thank Antonio Gonzaga Damasceno for his help in carrying out the experiment and the staff of the Embrapa-Cnpaf (National Center of Rice and Beans, Goiânia, Brazil), Homeiro Aidar and Pedro Arraes, for their financial and technical support.









## **Chapitre IV**

### **Simulation of Growth Effects on Morphogenesis in Rice (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) during Vegetative Development under Different Levels of Drought**

<b>1. Introduction</b>	<b>68</b>
<b>2. Materials and methods used in experiments</b>	<b>70</b>
2.1. Plant material, experimental design and management	70
2.2. Data collection and growth indices	71
2.3. Statistical analysis	72
<b>3. Modelling approach</b>	<b>72</b>
3.1. General approach and system boundaries	72
3.2. Details of the modelling approach	74
3.3. Model structure	77
<b>4. Simulation results and discussion</b>	<b>77</b>
4.1. Tillering	77
4.2. Final leaf blade length, width and area	78
4.3. Validity, limitations and applications of the concept of growth driving morphogenesis	79
<b>4. Conclusion</b>	<b>83</b>





## Résumé

Suite à une série d'expérimentations en serre et au champ, portant sur l'étude comparative de la mise en place de la surface foliaire chez trois variétés de riz, un modèle de simulation prenant en considération les réponses génotypiques et environnementales des différentes composantes a été élaboré.

### Présentation du modèle

L'étude qui suit utilise les formalismes pré-établis afin d'analyser par le biais d'une simulation mécaniste l'hypothèse d'un contrôle trophique de la croissance foliaire au cours de la phase précoce de développement. Le taux relatif de croissance (RGR) est utilisé comme variable d'entrée du modèle. Il est considéré comme exprimant ici l'équilibre offre / demande et peut être présenté comme un indice de compétition interne pour les assimilats. Nous avons posé comme hypothèse une pré-détermination de la taille finale des limbes, le niveau de compétition interne pour les ressources définissant la taille finale des organes. Ces dimensions finales dépendent du stade de développement et du RGR. Cette variable apparaît comme un déterminant essentiel du tallage et rend compte en partie des dimensions finales (longueur et largeur) et de la surface des limbes.

### Simulation des surfaces finales

Ce module, calibré pour le traitement hydrique non limitant, donne des prédictions satisfaisantes pour les régimes hydriques limitants. Néanmoins la prédiction de la surface finale à l'échelle de la plante n'est pas pleinement satisfaisante. En effet, nous avons montré au cours des chapitres précédents que la taille individuelle des limbes des talles était inférieure à celle du maître-brin pour les stades 'strictements' végétatifs. L'utilisation des cohortes d'apparition (feuilles synchrones sur des ramifications différentes) conduit à une sur-estimation de la surface foliaire à l'échelle de la plante. Il convient donc à l'avenir d'intégrer cette différence entre ramifications.

### Simulation du tallage

La relation entre le RGR et le taux relatif de tallage (RTR), établie sur des plantes isolées, a été utilisée avec succès pour simuler le tallage au champ au cours de la phase précoce de

développement. En revanche, la prédiction du tallage et de la taille finale des organes n'est pas satisfaisante au cours de la phase reproductive. La présence de nouveaux puits prioritaires, tel que l'inflorescence et les entrenœuds en développement serait responsable de ce phénomène, qui devra être pris en considération.

Des études complémentaires sur le jeu des compétitions internes ainsi que sur la demande spécifique des organes sont nécessaires pour simuler précisément la plasticité phénotypique des variétés de riz. Enfin, des modèles d'acquisition du carbone doivent venir en appui pour calculer un RGR, qui ici a été mesuré et pris en variable d'entrée.

## **Simulation of Growth Effects on Morphogenesis in Rice (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) during Vegetative Development under Different Levels of Drought**

Florent Tivet<sup>a</sup>, Marcel de Raïssac<sup>a</sup> and Michael Dingkuhn<sup>b\*</sup>

<sup>a</sup>CIRAD-CA, Programme Cultures Alimentaires, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

<sup>b</sup>CIRAD-Amis, Programme Agronomie, B.P. 5035, Avenue d'Agropolis, 34032 Montpellier cedex 1, France

---

### **Abstract**

Leaf area development is a major determinant of rice growth, yield and weed competitiveness. Rice cultivars differ in leaf area development in a given resource situation, and a cultivar can exhibit considerable phenotypic plasticity in different environments. However, the morphogenetic and physiological mechanisms responsible for this plasticity are not sufficiently clear to simulate them. Two experimental precursor studies characterised tiller production and genealogy, leaf appearance and final dimensions and leaf extension rates on three genetically contrasting rice cultivars: IAC47 (upland-adapted, *O. sativa*, japonica), Javaé (lowland-adapted, *O. sativa*, indica) and CG14 (broadly adapted, *O. glaberrima*). Experiments were conducted in the greenhouse and field, and comprised three levels of continuous drought. The present study used the same data to explore by means of modelling the hypothesis of trophic (growth and assimilation related) control of morphogenesis on rice, while focussing on tillering and leaf area development during the vegetative growth period. Relative growth rate (RGR), which served as an input variable, was used as an index parameter for the internal competition for assimilates, and was found to be strongly predictive of tillering, and partially predictive of leaf blade dimensions and area. The model, calibrated on the basis of well-watered plants, gave reasonably good predictions for the behaviour of drought stressed plants. The same relationship between RGR and relative tillering rate (RTR) was valid for isolated plants and crop stands in the field during vegetative growth. Final leaf blade dimensions depended on crop development stage and RGR, and it was hypothesised

---

\* Corresponding authors. E-mail dingkuhn@cirad.fr

that the level of internal competition for resources pre-determine final leaf size at an early stage of its differentiation. Predictions of tillering and leaf dimensions were poor, however, during the reproductive growth period, presumably because of the emergence of competing sinks related to internode elongation and panicle development. We conclude that tillering and leaf dimensions are indeed under trophic control, but more detailed studies on internal competition for assimilates, as well as a quantitative prediction of organ-specific demand functions (sinks), is needed to accurately simulate the phenotypic plasticity of rice cultivars.

*Keywords:* Relative growth rate (RGR), Relative tillering rate (RTR), Leaf area dynamics, Leaf blade dimension, Leaf extension rate, Leaf extension duration, Phyllochron, Phenotypic plasticity

---

## **1. Introduction**

A major determinant of a rice crop's growth, yield potential and weed competitiveness is its leaf area dynamics (Ishii, 1995; Dingkuhn et al., 1999). Leaf area development depends on the one hand on the initiation and differentiation of its constituting organs, such as leaves and the culms that carry them; and on the other hand, on the acquisition and allocation of resources needed for their growth. Some crop models use leaf appearance rate as a driving force for leaf area development (Carberry et al., 1993; Birch et al., 1998), whereas most crop models available for rice, such as ORYZA (Kropff et al., 1995) and CERES-Rice (Ritchie et al., 1986), assume leaf area to be controlled by assimilate acquisition, cultivar-specific assimilate partitioning patterns among organs and specific leaf area. The produced leaf area, in turn, feeds back on resource acquisition. Such simple concepts of cyclical interactions between morphogenesis and carbon assimilation are useful in agronomic studies, but give a very incomplete picture of a plant's architecture, its interactions with competitors and the ability of a given genotype to adapt its phenotypic appearance to the environment (phenotypic plasticity). The latter concept has been little explored in crop modelling, and implies that resources and stresses have specific morphogenetic effects on the plant.

Different morphological components of leaf area dynamics are more or less plastic in the sense of environmental control. The leaf initiation and appearance patterns (plasto- and phyllochron) on a culm are largely governed by temperature (Yin and Kropff, 1996), and little



by resources (Frank and Bauer, 1982), whereas the overall period during which new leaves can be formed also depends on photoperiod (Warrington and Kanemasu, 1983). Tiller number and leaf size, by contrast, are strongly driven by resources (Maan et al., 1989; Bos and Neuteboom, 1998b). Stresses, such as drought, affect phenological and morphogenetic processes more broadly, and it is difficult to determine the contribution of adaptive responses, effects mediated by reduced resource acquisition, and stress damage to the system. However, plasticity of morphogenesis is strictly bound to the phenological rules of organogenesis, which describe the sequentiality of leaf initiation on a given culm (Skinner and Nelson, 1994b), and the genealogy of tillers emerging from leaf axils (Katayama, 1951 cited by Hanada, 1993). The present study attempts to describe interactions between this inherent, organogenetic program; and the morphogenetic effects of resources availability.

Two previous studies investigated the leaf area dynamics and its components for three rice cultivars of different ecological adaptation and genetic background, based on three different levels of continuous drought. The leaf area components studied were tillering dynamics and genealogy, leaf appearance patterns and final leaf dimensions and area (Tivet et al., 2000a); and leaf appearance and extension rates (Tivet et al., 2000b). A common, linear relationship was found across cultivars, stress treatments and sites between relative tillering rate (RTR) and relative growth rate (RGR) despite marked differences in absolute tillering rates. This observation, which confirmed previous reports (Schnier et al., 1990; Dingkuhn et al., 1991), was interpreted as an expression of trophic control of tillering. Furthermore, leaf blade extension rate (LER) were closely associated with irradiance (diurnal scale of observations), and decreased sharply at the onset of reproductive development (ontogenetic scale) (Tivet et al., 2000b). These two findings were also interpreted as trophic effects on morphogenesis, the former on the basis of carbon assimilation rates, and the latter on the basis of competition among sinks.

This study revisits the data presented by Tivet et al. (2000a, b) in order to explore the explanatory power of dry matter acquisition, expressed as RGR, with respect to tillering, leaf dimensions and leaf area. The analytical approach was thereby based on a simple phenological model generating and aggregating leaf area, while using the well-watered treatment for model calibration and the drought treatments for model validation.

## 2. Materials and methods used in experiments

### 2.1. Plant material, experimental design and management

The study involved three genetically contrasting rice cultivars: IAC47, an *O. sativa*, japonica, upland-adapted type bred by the Agronomic Institute of Campinas, Brazil; Javaé, a semidwarf, *O. sativa*, indica type, adapted to lowland and irrigated ecosystems, and selected at the Embrapa Rice and Beans Centre in Goiânia, Brazil; and the traditional, photoperiod-sensitive, *O. glaberrima* landrace CG14 from Casamance in Senegal adapted to both upland and lowland ecosystems.

Two field experiments were conducted in 1997 at the Embrapa research experiment farm (16.28° S, 49.17° W, and 823 m altitude), near Goiânia, Brazil. The climate of the site was characterised by a wet season (approximately 1500 mm rainfall) from October to April, a cold dry season from May to July and a hot dry season from August to September. The experimental design of one of these experiments was presented in a previous work (Tivet et al., 2000b). The cultivars were sown during the cold dry season (10 April) and the hot dry season (22 July) in a randomised block design with four replicates. The plots were 3.6 wide (12 rows, 0.3 m apart) and 6 m long. Plant density was about 120 plants.m<sup>-2</sup> (cold dry season) and 85 plants.m<sup>-2</sup> (hot dry season). The soil was a latosol with 45 % sand, 25 % loam and 30% clay (0 to 0.15 m), and 38 % sand, 30 % loam and 32 % clay (0.15 to 0.3 m). A fertiliser was applied under the line of sowing and contained 50 kg N as ammonium sulphate, 120 kg P as triple superphosphate and 70 kg K as KCl per hectare. An additional 70 kg of N was applied in two splits, 30 kg at the onset of tillering and 40 kg at panicle initiation. Weeds were controlled by pre-emergence herbicide (herbadox, 1 l.ha<sup>-1</sup>) and manual weeding as necessary. Sprinkler irrigation was applied every two to three days as necessary to keep the soil at field capacity.

Mean air temperature and photosynthetic active radiation ranged for the first field experiment from 22.0°C, 1.1 kPa and 8.7 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> in April to 18.6°C, 1.0 kPa and 7.9 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> in the first week of June; and for the second experiment from 22.7°C, 1.8 kPa and 12.2 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> in August to 25.5°C, 1.3 kPa and 7.8 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> in October.

A greenhouse experiment was conducted in 1997 in the Embrapa Research Experiment Farm (16.28° S, 49.17° W, 823 m altitude), near Goiânia. The experimental design and climatic conditions are given in Tivet et al. (2000a). Experiment design was a randomised

complete block, using three cultivars and three water regimes. Eighteen replicates (pots) were used by treatment. The soil was a latosol and had 45 % sand, 25 % loam and 30 % clay. This trial was realised during the wet season with sowing on 5 November (IAC47 and CG14) and 19 November (Javaé). One day before sowing, a pre-mixed fertiliser was applied to each pot following local standard recommendations. Pots were protected from heat using tinfoil, and soil surface evaporation was minimised with glumes of rice. Twelve seeds were placed at 50 mm depth in each pot. In order to avoid competition among plants in a pot, they were thinned to 6 at emergence, 2 at the appearance of the 3<sup>rd</sup> leaf and 1 at the appearance of the 7<sup>th</sup> leaf on the main stem. Mean air temperature and mean day-time vapour pressure deficit ranged from 28.2°C and 2.5 kPa in November to 26.8°C and 1.6 kPa in January. PPFD ranged from 3.6 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> to 2.3 MJ.m<sup>-2</sup>.d<sup>-1</sup> during the same period.

A general description of the sensors used to record environmental conditions, as air temperature, relative humidity, soil and meristem temperature, PPFD, is given in Tivet et al. (2000a, b).

## 2.2. *Data collection and growth indices*

### Number of visible leaves

Appearance of the tip and the ligule of the leaf were recorded on the main stem and on the two first primary tillers, two to three times a week. The leaf was counted once its tip was visible and the total number of emerged leaves was expressed on decimal scale, with partially exerted leaves counted according to the fraction of full size appeared. On each plot, the number of emerged leaves was determined from four to ten replicates and averaged.

### Tillering and growth

Destructive measurements were carried out at 5 growth stages corresponding to the appearance of the 4<sup>th</sup>, 5<sup>th</sup>, 7<sup>th</sup>, 9<sup>th</sup> and flag leaf on the main stem. Above-ground dry-matter was measured to calculate and interpolate on a daily basis the relative growth rate (RGR; data not presented), which was used as an input variable in the simulation of morphogenesis (tillering and leaf growth). Tiller emergence and genealogy were monitored as described in Tivet et al. (2000a).

### Final blade length and width

The length and width of all fully unfolded leaf blades on the main stem and primary tillers were measured with a foot rule on 4 to 6 replications (pots) per date, and on several plants per pot. Leaf blade area was estimated by multiplying length \* width with an empirical coefficient which differed only slightly between the cultivars (0.71 to 0.74).

### 2.3. *Statistical analysis*

The time course of shoot dry matter until completion of flag leaf growth was fitted with a fourth-degree polynomial equation using SigmaPlot 4.0 for Windows (Jandel Scientific). Relative growth rate between two observations was calculated as follows:

$$\text{RGR} = (\text{Ln SDM}_2 - \text{Ln SDM}_1) / (t_2 - t_1) \quad (1)$$

## 3. **Modelling approach**

### 3.1. *General approach and system boundaries*

In accordance with our objective to simulate the thermal and trophic control of organo- and morphogenesis of the foliage, a model was formulated that uses observed patterns of meristem temperature and crop growth rate, in the form of a relative growth rate (RGR), as input. Consequently, carbon assimilation was not simulated. We also did not attempt to simulate in detail the phyllochron because accurate, photoperiod and temperature based models for rice leaf appearance patterns have been developed by others authors (Yin et al., 1997; Sié et al., 1998), and the respective phenological observations presented in the two precursor studies (Tivet et al., 2000a, b) were in full agreement with these models. We therefore generated leaf appearance patterns on the basis of the observed, cultivar specific, thermal-time requirements, and implemented the phyllochron changes caused by reproductive development and drought by forcing. Progress in crop development was expressed as leaf appearance on the main stem by numbering leaves acropetally. Thermal requirements for leaf appearance were assumed to be the same for all tillers at a given developmental stage of the crop, regardless of the age of a given tiller (Tivet et al., 2000b). Consequently, leaves were assumed simultaneously on all tillers present, and such groups of leaves were called cohorts.

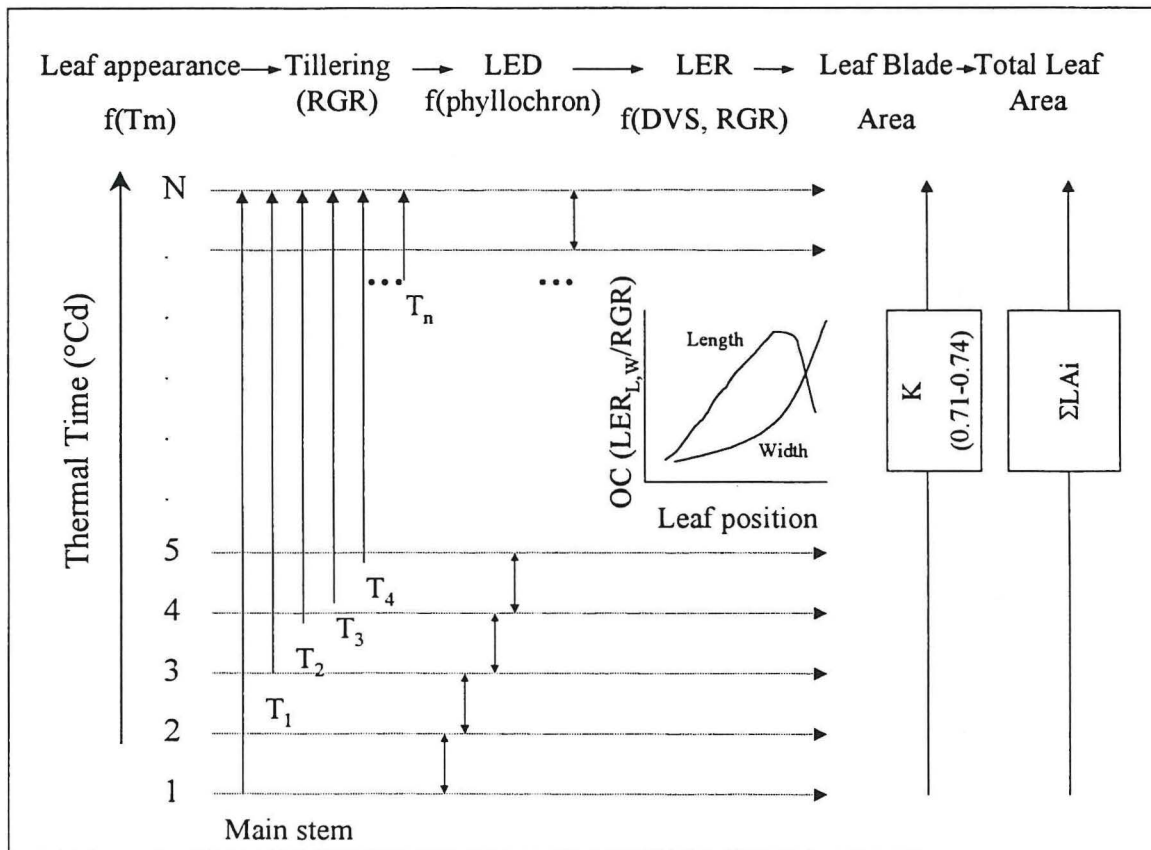


Fig. 1. Schematic model of leaf area aggregation.  $T_m$ : meristem temperature, RGR: relative growth rate, LED: apparent leaf elongation duration, LER: leaf elongation rate, DVS: developmental stage, OC: ontogenetic coefficient for length and width, L,W: length and width blade, K: slope of the relationship leaf area vs (length\*width),  $\text{LA}(i)$ : individual blade area



Table 1. Definition of input and output variables, parameters and key equations of the model, with exemplary values for IAC47, Javaé and CG14 provided.

Description	Name	Unit	IAC47	Javaé	CG14
<i>Input variables</i>					
Daily meristem temperature	T	°C			
Thermal time required for leaf appearance (using Tbase 12°C)	TT	°Cd	67	53	52
Fraction increase in above-ground dry matter per day	Relative growth rate (RGR)	g.g <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup>	0.155	0.220	0.204
<i>Output variables</i>					
Development					
Number of leaves appeared on a given culm	N <sub>L</sub>				
Appearance of the tip	T <sub>LT</sub> (i)	°Cd			
Appearance of the ligule	T <sub>LL</sub> (i)	°Cd			
Number of appeared tillers per plant	N <sub>T</sub>				
Fraction increase in number of tillers per day	Relative tillering rate (RTR)	tillers.tiller <sup>-1</sup> .d <sup>-1</sup>	0.088	0.128	0.104
Growth					
Apparent leaf elongation duration	LED <sub>app.</sub>	°Cd <sup>-1</sup>	76.7	56.1	54.7
Length and width gain rate	LER <sub>L,W</sub>	mm.°Cd <sup>-1</sup>	6.0	3.4	4.0
Final leaf blade length	Final length	cm	57.1	19.6	28.2
Final, maximum blade width	Maximum width	cm	1.43	0.56	1.05
<i>Model parameters</i>					
Development					
Leaf number max	FN <sub>L</sub>		13	13	16
Leaf appearance rate	LAR	d <sup>-1</sup>	0.208	0.300	0.264
Growth					
Allometric coefficient	k		0.72	0.74	0.71
Ontogenetic coefficient of length and width	OC <sub>L</sub> , OC <sub>w</sub>		36.8, 0.96	19.7, 0.54	24.8, 0.86
<i>Key equations</i>					
Calculation of relative tillering rate	linear	$RTR = b + a * RGR$			
Calculation of apparent leaf elongation duration	linear	$LED_{\omega} = 1.47 * Phyllochron_{\omega} - 21.78$			

Using this set of input parameters (T, RGR, thermal requirements for leaf appearance), the model simulated leaf area development at the scale of a single plant, by aggregating its components, such as leaf appearance (resulting in a vertical multiplication of leaf number), tillering (horizontal multiplication of leaf number), leaf extension rates and durations, and final leaf blade dimensions (length, width, surface). The last step, namely, the calculation of total leaf area per plant, is only presented conceptually because its complete simulation involves untested hypotheses that were beyond the scope of this study, which is focused on the trophic control of morphogenesis.

Leaf area analyses and simulations did not take into account the leaf sheaths and leaf death (which was generally of negligible proportions during the growth phases considered), nor were the reproductive organs considered. Consequently, it was expected on the basis of the main working hypothesis (trophic control of morphogenesis) that the model is accurate only for vegetative development stages, during which internal competition for resources, as indicated by RGR, are not yet affected by the reproduction-related sinks (e.g., stem elongation and panicle development). Conversely, simulation errors for reproductive phases were analysed for their compatibility with theory, without attempting to correct them.

The model was developed and parameterised on the basis of two greenhouse and one field experiment with detailed observations on leaf area and dry matter development, leaf and tiller appearance and genealogy, LER and final leaf blade dimensions (Tivet et al., 2000a, b). Three levels of continuous drought were imposed, of which the well-watered treatment was used to parameterise the model, and the moderate and severe levels were used to validate the model. This approach served to test the general hypothesis that tillering, leaf extension and final dimensions can be explained with temperature and the effective assimilate budget (as indicated by overall growth) by applying common parameter relationships to the different environments. In addition, two independent field trials were used to validate the simulation of tillering as a function of RGR, as observed on single plants in pots, for field crops.

A schematic overview of the model is presented in Fig. 1, and key parameters and equations are presented in Table 1. In the following, more detailed description of the model, the reader is generally referred to (Tivet et al., 2000a, b) wherever no specific references are provided on sources of data or equations.



### 3.2. *Details of the modelling approach*

#### Leaf appearance

Leaves were numbered acropetally on a culm, and a population of leaves appearing about simultaneously (same phyllochron) on several culms (tillers) was called a cohort. The phyllochron was defined as the thermal time, on the basis of a base temperature of 12 °C (Gao et al., 1992), elapsing from the appearance of leaf (n) to that of leaf (n+1). Leaf appearance rate was defined as the reciprocal of the number of days corresponding to a phyllochron ( $\text{d}^{-1}$ ). All leaves of a cohort were assumed to be based to have the same phyllochron (Tivet et al., 2000b).

Simulations of crop development used daily time steps from seedling emergence to completion of flag leaf growth, on the basis of cultivar-specific Beta functions describing the relationship between leaf appearance rate and temperature (Tivet et al., 2000b). The resulting development rate was corrected with empirical coefficients to account for drought effects and changes in phyllochron during the reproductive growth period. Such effects can presumably be simulated by taking into account the extension rates and final length of the sheath that envelopes the subsequent, emerging leaf, but this was not an object of study. The meristem temperature was used as reference for all temperature-based calculations. It was estimated from the measured soil and air temperature, VPD and PPFD as described in the precursor studies.

#### Tillering

Katayama (1951) cited in Hanada (1993) postulated that the number of leaves on a tiller increases synchronously with the number of leaves on the main-stem, and that the emergence of a tiller is related to the number of emerged leaves on the main stem. We adopted the principle of simultaneously appearing cohorts of leaves, but not the presumed linkage between leaf and tiller production. Although every leaf axil can theoretically produce a tiller, most tiller buds remain dormant because their number increases much faster than the number of tillers the plant can sustain. We therefore considered carbon assimilation to be the effective driving force of tillering, based on a linear relationship between relative tillering rate (RTR) and RGR as observed by Schnier et al. (1990) and Dingkuhn et al. (1991). Under the condition that no strong sinks unrelated to vegetative development (such as the inflorescence) interfere, and that the fraction of metabolically less active plant biomass (such as wood or reserves) is small or constant, the ratio between incremental dry matter growth and existing

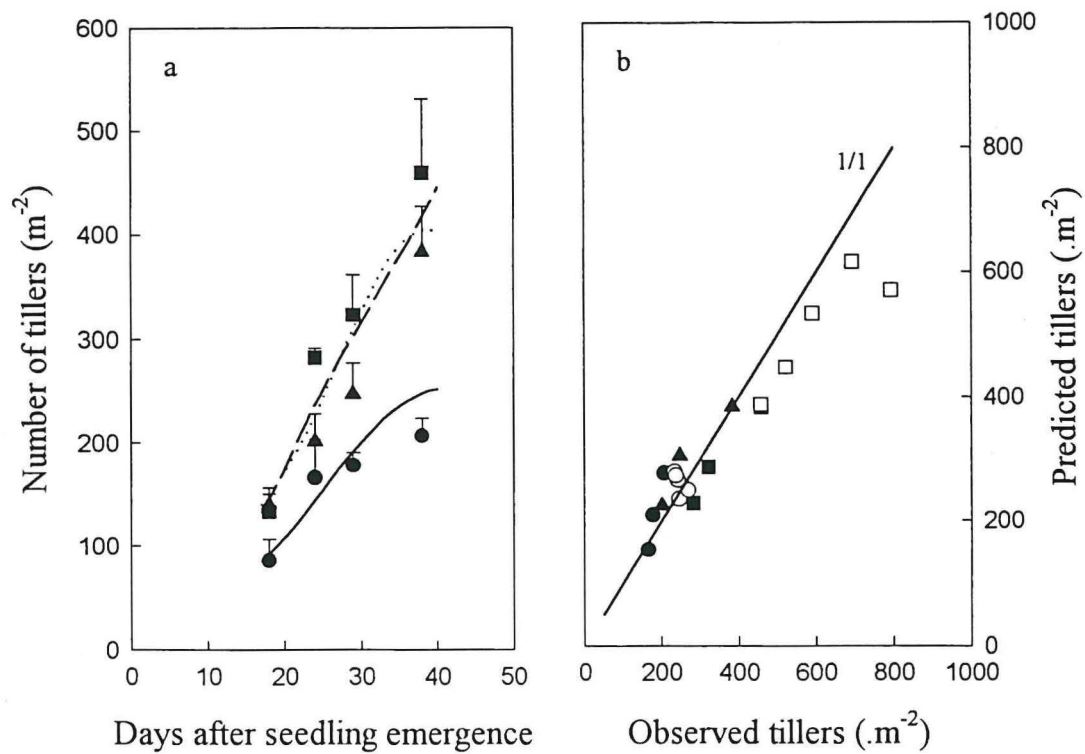


Fig. 2. Two experiments (white and black symbols) conducted under field conditions in Goiânia (Brazil). IAC47, circles; Javaé, squares; CG14, triangles (means of four replications). a) Number of tillers per plant during vegetative development. Lines indicate simulations using a relative tillering (RTR) vs relative growth rate (RGR) relationship taken from greenhouse-based observations (solid line, IAC47; dotted line, CG14; short dash, Javaé). b) Predicted versus observed tiller numbers.



dry matter (=RGR) is indicative of internal competition for assimilates. For this reason, RGR is maximal for young, open canopies that grow exponentially, but decreases during linear and asymptotic growth due to increasing competition. If RTR is driven by available resources, it should theoretically be related to RGR as long no major shifts in the hierarchy of sinks occur within the plant. Indeed, the initially constant relationship between RTR and RGR observed for rice by Schnier et al. (1990) became flatter and finally disappeared as the panicle developed. One advantage of this model is its broad validity across population densities, because RGR globally reflects the effects of competition relationships within and among plants.

From the available data it was not clear how soon after germination the simulation of tillering should be initiated. For practical considerations, we identified 3 d after seedling emergence (about 7 d after dry sowing) as starting point for all cultivars and treatments, which gave a good fit of simulations with the first observed tiller numbers.

The robustness of the model for vegetative growth stages was demonstrated by applying the cultivar-specific, RTR vs RGR relationship observed on single plants (Tivet et al., 2000a) to populations in the field (Fig. 2). Although the relationship was near-identical for the three test cultivars despite their contrasting, effective tillering capacity, we used cultivar-specific functions in this study to evaluate the model's performance across different drought levels.

#### Leaf extension duration

The apparent leaf elongation duration (LED) was defined as the thermal time elapsing from leaf tip to ligule appearance. This definition of LED does not take into account the period of elongation occurring while the new leaf blade is still shielded by the preceding leaf's sheath. LED is closely related and very similar to the subsequent phyllochron, indicating that the completion of leaf extension and the appearance of a new leaf are about synchronous (Yin and Kropff, 1996). On this basis, LED was calculated for leaf (n) by multiplying the phyllochron of the same leaf with an empirical coefficient that gradually increased from 1.04 to 1.32 from the first to the last leaf on the main stem.

#### Leaf extension rate

LER depends strongly on temperature with a base temperature that is similar to that of crop development rate (Tivet et al., 2000b). In addition, available resources for growth are likely to affect LER on a diurnal basis (as demonstrated by apparent irradiance effects in the precursor study), and in the course of crop development, as indicated by the generally strong

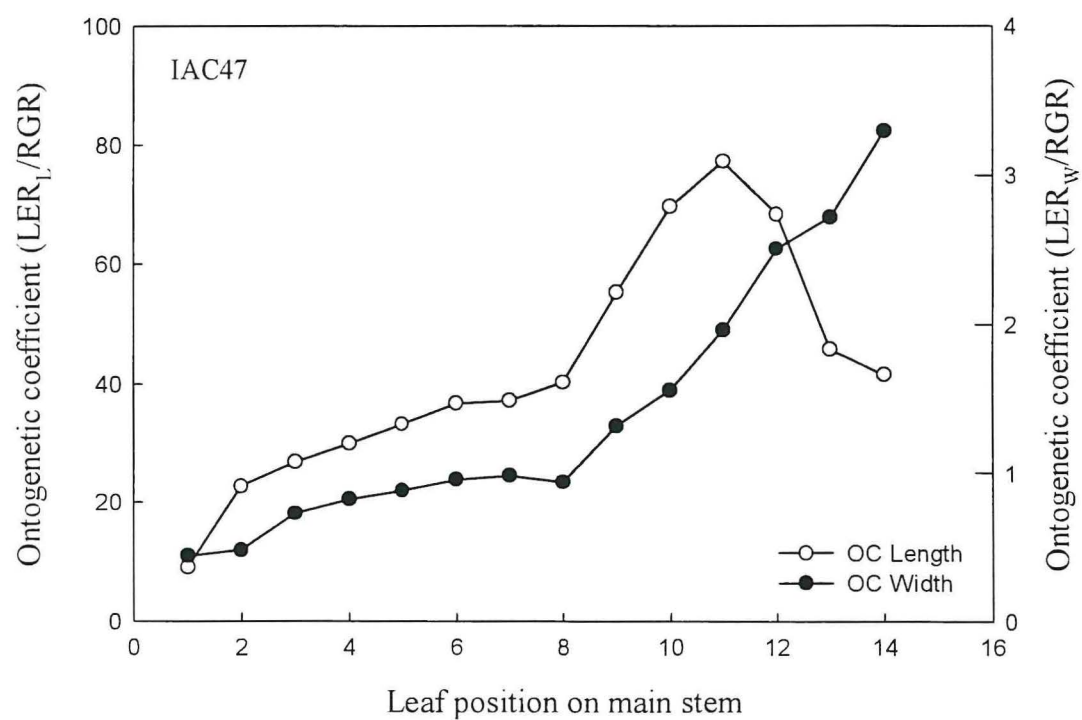


Fig. 3. Pattern of ontogenetic coefficients for leaf blade length (open symbol,  $LER_L/RGR$ ) and width (closed symbol,  $LER_W/RGR$ ) in IAC47.

effects of N fertilisation and weather on final leaf size. In fact, it is likely that the potential size of a given leaf is determined during early stages of its development, during which resources (nitrogen and assimilates) might affect potential organ size by limiting expansion and/or cell division (MacAdam et al., 1989; Granier and Tardieu, 1999). For the present study, we hypothesized that both the real-time and potential-leaf-size related effects of the environment on LER can be simulated using RGR as common driving force. In addition to the hypothesised effects of RGR on potential leaf size, simulation of LER must also take phenological changes in potential leaf size into account. For this purpose, we determined an empirical, leaf position dependent coefficient from observed relationships between LER and RGR (Fig. 3). LER was estimated for all leaf positions on the main stem by dividing the observed, final leaf blade length (mm) by LED (°Cd). An equivalent variable was also determined for leaf width gain (LER<sub>L</sub> for elongation rate and LER<sub>w</sub> for rate of increase in width). The two resulting ontogenetic coefficients for LER, called OC<sub>L</sub> and OC<sub>w</sub>, increased gradually during the vegetative growth period (1<sup>st</sup> to 8<sup>th</sup> leaf position on main culm), followed by a more rapid increase. OC<sub>L</sub> decreased thereafter (period corresponding to stem elongation and booting), whereas OC<sub>w</sub> showed no marked decrease for the final leaf position. The difference between these patterns during reproductive stage reflects the previous observation that the last several leaves produced by a culm were significantly wider, relative to their length (Tivet et al., 2000a). LER<sub>L</sub> and LER<sub>w</sub> were calculated as follows:

$$\text{LER}_{L,w} = \text{OC}_{L,w} * \text{RGR} \quad (2)$$

Whereby OC was specific to leaf position on the main stem and applied to all leaves of a cohort, and RGR was determined on a daily basis by interpolation from data taken from Tivet et al. (2000a).

The simulated LER<sub>L</sub> was not necessarily similar to the directly measured LER (Tivet et al., 2000b) because the simulated value included the fraction of final leaf length that was already present (albeit shielded) at the time of leaf tip appearance, whereas direct LER measurements were made after tip appearance. Temperature responses of LER<sub>L</sub> as characterised for directly measured LER were not factored in because the observed RGR was already temperature dependent.

#### Leaf blade length and width

Simulated leaf blade length and width a equivalent to cumulative LER<sub>L</sub> and LER<sub>w</sub>, and final dimensions were equal to LER<sub>L</sub> \* LED (length) and LER<sub>w</sub> \* LED (width).

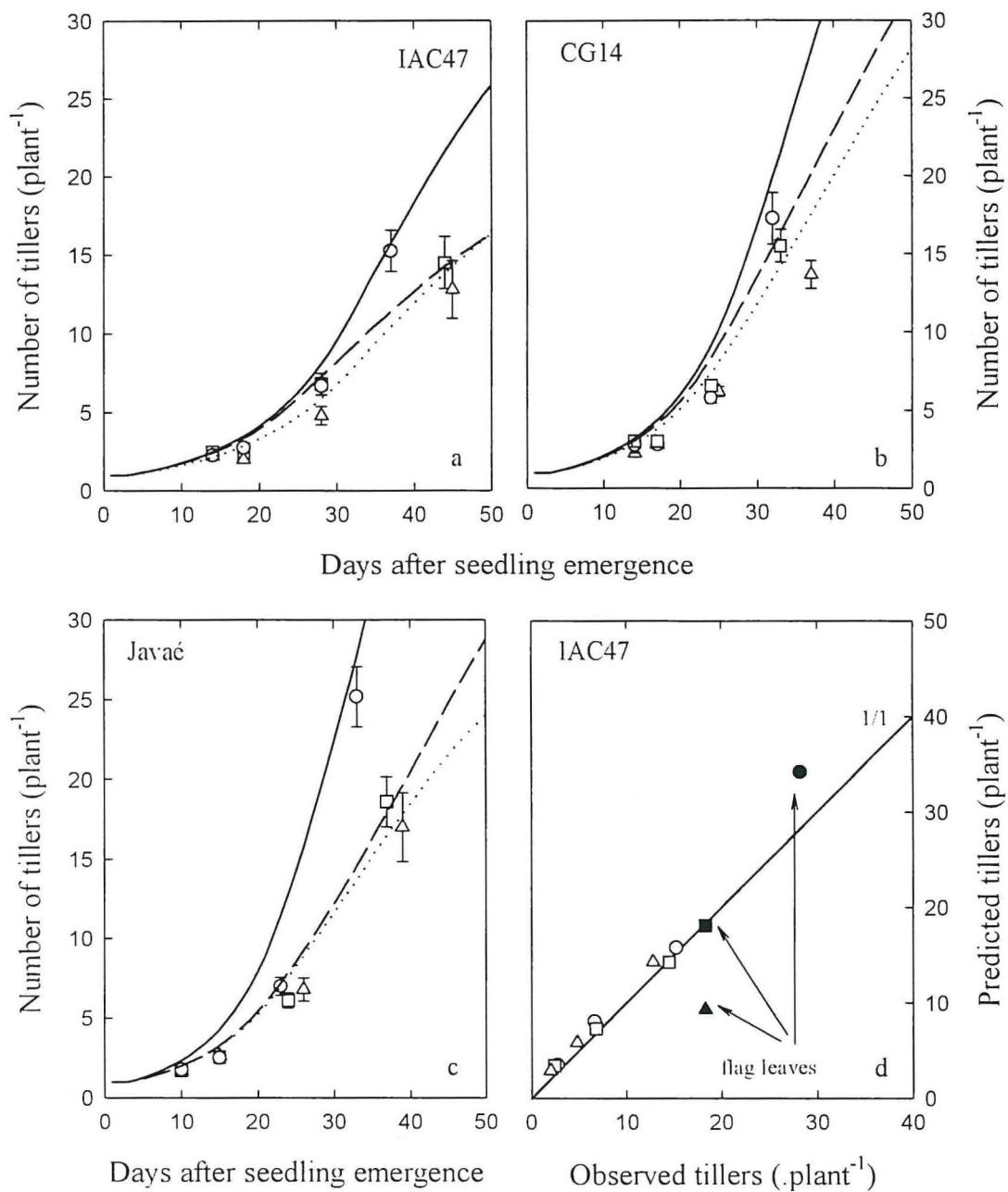


Fig. 4. a,b,c) Predicted (lines) and observed tiller numbers (symbols) between seedling emergence and appearance of the 9<sup>th</sup> leaf for IAC47, CG14 and Javaé. d) Predicted versus observed tiller numbers for IAC47 from seedling emergence to completion of flag leaf growth (black symbol for flag leaf). Error bars indicate the standard errors (SE) for means of four to six replications. Experiment carried out in Goiânia greenhouse.

### Individual and aggregate leaf blade area

Individual leaf blade area was calculated by multiplying length, width and a coefficient. The empirical coefficient was slightly different among cultivars (no data presented) but was near identical for different growth conditions, including drought stress, and order of tillers. The coefficient for the flag leaf and of the first leaf of each stem differed from that of other leaves. For simplicity, however, a common cultivar-specific coefficient (0.71-0.74) was used for leaf area simulations on the assumption that the error caused by it was small. According to Bos and Neuteboom (1998a), temperature and irradiance have no effect on this coefficient in wheat.

### *3.3. Model structure*

The model was programmed with a common spreadsheet software (QuattroPro version 7, Corel Office) with columns used for variables and parameters, and lines for time steps (days). The spreadsheet was organised similar to the schematic diagram shown in Fig. 1, and included separate pages for input variables, output variables and modules for leaf appearance, tillering, LED, LER, and area calculations. Macro functions were used for more complex calculations.

## **4. Simulation results and discussion**

### *4.1. Tillering*

Simulation of tiller production gave a reasonably good fit with observations for the vegetative growth phase (appearance of 1<sup>st</sup> to 9<sup>th</sup> leaf on the main stem; Fig. 4abc), but deviated in many cases strongly for the time of flag leaf appearance (shown exemplarily for IAC47 in Fig. 4d). Accurate simulations for the well-watered treatment were expected because the model had been calibrated on its basis. The model also simulated accurately, however, the reduction of tillering in the moderate and severe drought treatments, indicating a robust relationship between RTR and RGR across environments. The model also gave good predictions of tillering rates during the same growth stages in two independent, well-watered, field trials shown summarily in Fig. 2. Consequently, this component of the model is valid for both isolated plants and field crops.

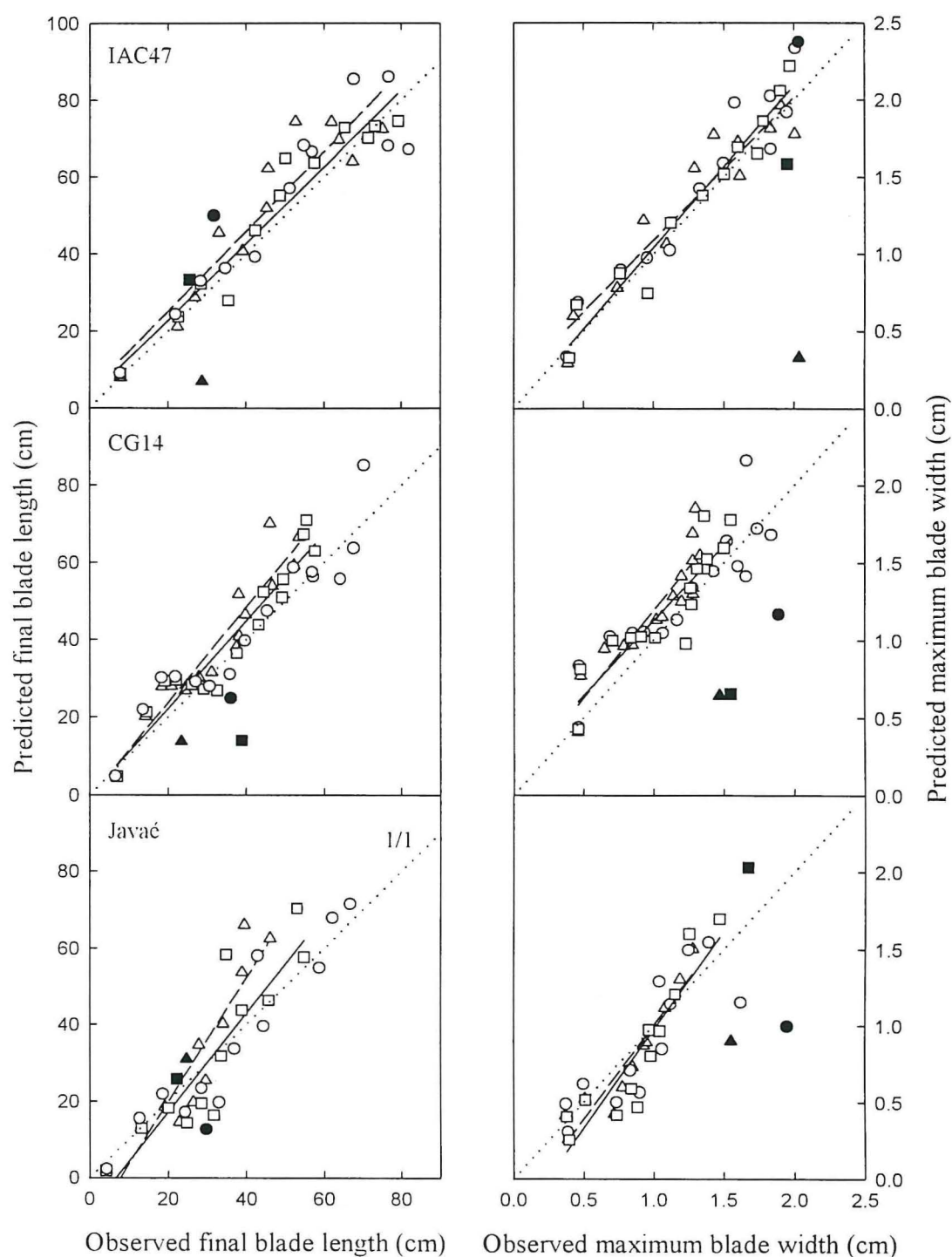


Fig. 5. Predicted final blade length and maximum width versus observed values for the main stem on IAC47, Javaé and CG14. Circle, control; square, moderate drought; triangle, severe drought treatment; black: flag leaf. The dotted line indicates 1/1. Short dash and solid line: regression lines, respectively, for severe and moderate drought. Experiment carried out in Goiânia greenhouse.



Marked errors simulated tiller numbers during reproductive stage were expected because the introduction of a reproductive sink is bound to change the relationship between available assimilates surplus and the actual investment in new tillers. Schnier et al. (1990) showed that the slope of the RTR vs RGR relationship decreases rapidly during reproductive development and approaches zero at about booting stage. Any incorporation of the partial model presented here into a more complete growth model therefore requires information on the relative demand for assimilates among different, competing sinks.

Our model did not link tillering to leaf appearance, which in turn is linked to the generation of tiller buds or 'sites' (Davies, 1974; Neuteboom and Lantiga, 1989). However, the simulations of leaf appearance and tillering always gave a inferior number of tillers compared to the available 'sites', as required by theory (data not presented). Furthermore, the initial pattern of simulated tillering, corresponding to a period having high RGR, was in agreement with the theoretical scheme proposed by Katayama (1951), which calls for a synchronicity of leaf emergence on the main stem and appearance of new tillers.

#### 4.2. *Final leaf blade length, width and area*

The predicted, final leaf blade length and width on the main stem were compared with those measured (Fig. 5). The model, which had been calibrated with data from well-watered plants, gave reasonable predictions for the two drought treatments during vegetative growth. Analogous to simulations of tiller numbers, however, simulation of leaf dimensions was erroneous for flag leaves.

In accordance with the simulation results on leaf dimensions, simulated final leaf blade area on the main stem showed considerable scatter but had a good overall fit with observed data (Fig. 6; flag leaves not shown). However, over-estimations of leaf blade area were noted for the severe stress treatment on CG14 and Javaé, indicating that not only trophic effect contributed to leaf area reduction caused by drought. An accurate simulation of drought effects on leaf area should therefore consider specific responses of LER to the stress (Ben Haj Salah and Tardieu, 1997), in addition to the effects related to overall growth reduction.

Simulated total leaf area per plant was about twice as large as the observed area at mid-season (appearance of the 9<sup>th</sup> leaf). Over-estimations were even larger during earlier development stages (data not presented). The over-estimations of aggregate leaf area had two main causes that affected different development stages. Firstly, the first leaves produced by tillers were much smaller than those produced simultaneously on the main stem, although all



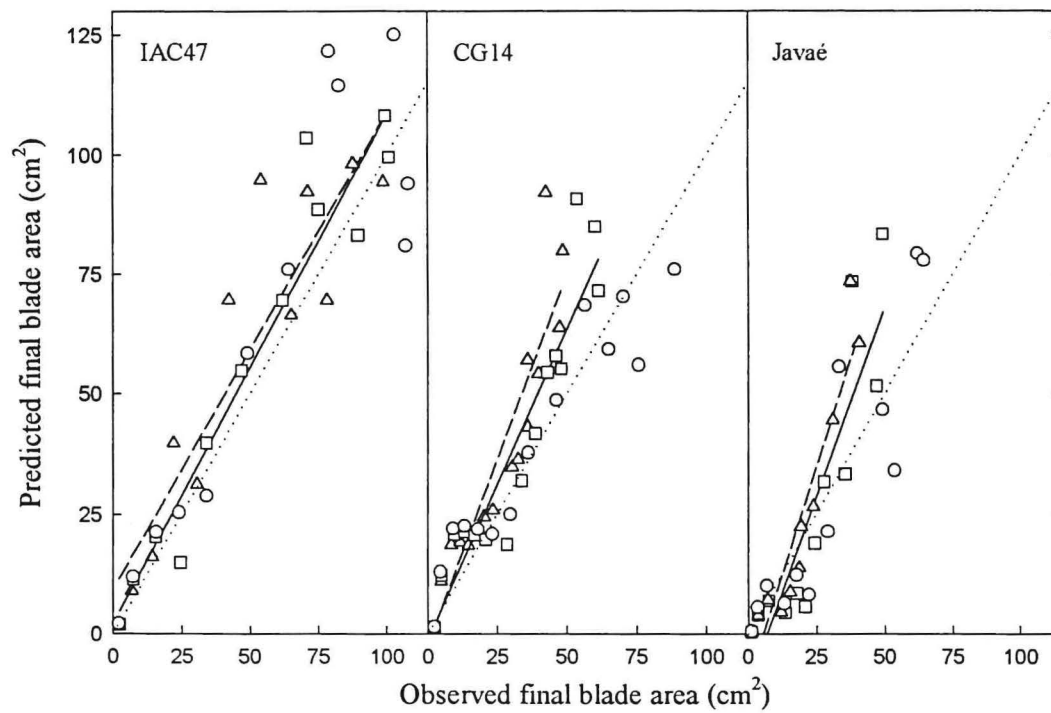


Fig. 6. Predicted versus observed leaf blade area for the main stem of IAC47, Javaé and CG14. Control, circle; moderate drought, square; severe drought, triangle. The dotted line indicates 1/1. Short dash, regression lines for severe drought; solid line, moderate drought. Experiment carried out in Goiânia greenhouse.

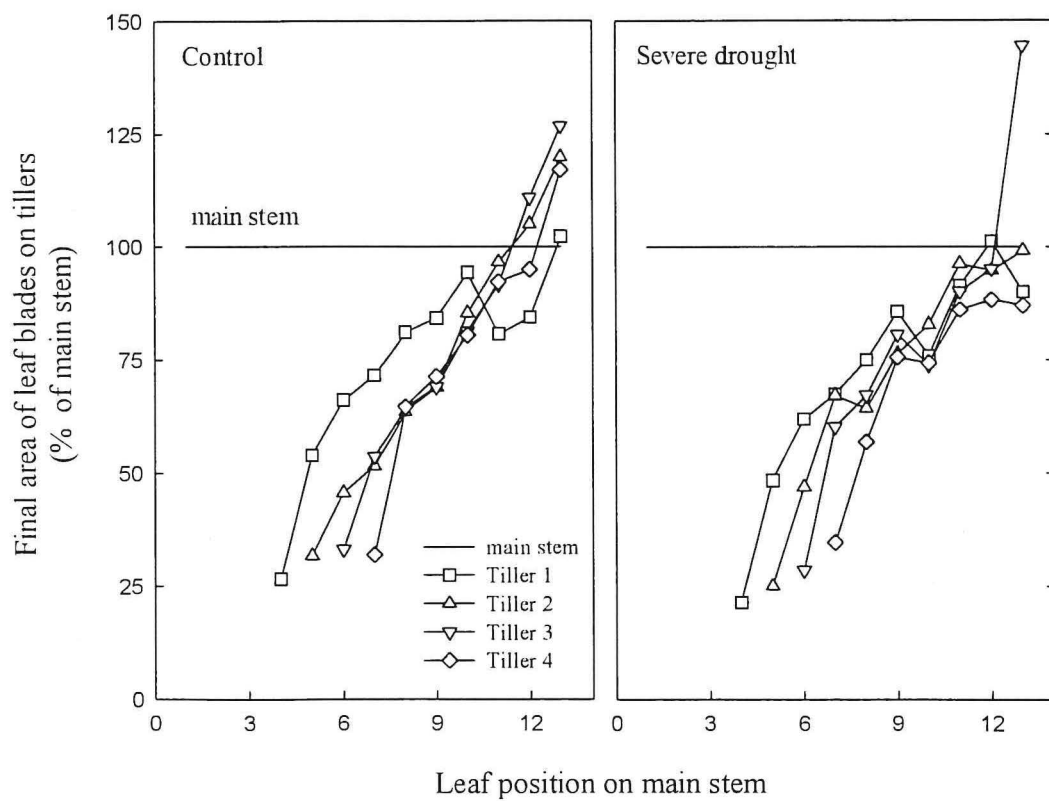


Fig. 7. Final area of leaf blades on primary tillers (% of leaves on main stem) for IAC47, control and severe drought treatments. Experiment conducted in Goiânia greenhouse.

tillers eventually developed leaves similar to those on the main stem (Fig. 7). Because the model did not simulate this phenomenon, it strongly under-estimated overall leaf area during periods of high tiller production, when the proportion of young tillers producing small leaves was high. This source of error, resulting from variable leaf size within a cohort, gradually diminished as development advanced (and tillering activity decreased). A second, much smaller source of systematic error emerged thereafter in the form of leaf death, which was not simulated.

Although it would have been possible to extend the model to these relationships, this was not attempted because no generic (e.g., trophic) hypothesis was available explaining the smaller leaf size of emerging tillers, and because the present study's objective was to explore the hypothesis of trophic effects on organo- and morphogenesis.

#### *4.3. Validity, limitations and applications of the concept of growth driving morphogenesis*

The basic hypothesis of this study was that growth and development drive leaf area dynamics interactively, and that neither a phenological model (in the sense of timed organ genealogy) nor a trophic model (in the sense of carbon balance) alone can explain the variable architecture of a plant in different environments. On this basis, we explored the predictive power of RGR for tillering, LER and leaf area across development stages, cultivars and drought levels.

Many attempts have been made to build crop growth and leaf area predictions on aggregated phytomer units. Frequently, dynamics of leaf and tiller numbers and leaf area expansion were not satisfactory because of the need to force them empirically to the observed levels. In some cases, tillers were treated as identical clones of the main stem (Van Loo, 1993; Tabourel-Tayot and Gastal, 1998), and leaf dimensions were derived from descriptive functions (Carberry et al., 1993; Stewart and Dwyer, 1994) or forced to fit observations (Amir and Sinclair, 1991; Van Loo, 1993). By contrast, the yield models most commonly used for agronomic predictions, such as CERES-Rice (Ritchie et al., 1986) or ORYZA (Kropff et al., 1995), achieve reasonable leaf area and growth predictions without distinguishing between tillers, leaf positions and individual leaf dimensions, or even between individual plants. It appears therefore that the morphogenesis and anatomy of the photosynthesising apparatus are irrelevant to energy and carbon budgets in most situations. Leaf architectural and genealogical modelling remain useful, for example where plants are taken out of the context of a homogenous population (individualisation), as in mixed (inter-cropped or weedy) or widely

spaced populations, where phenotypic plasticity becomes relevant (Lemaire, 1995); or where research objectives related crop improvement, such as ecological or agronomic optimisation of plant type concepts. The latter issue is becoming increasingly relevant due to advances in genome characterisation and genetic engineering.

This study is part of a broader research effort to improve the capability of reasonably simple crop models to simulate the phenotypic plasticity of cereals in variable environments, in order to evaluate the adaptability of given plant types to different environments. For this purpose, it is useful to distinguish between the organising principles representing the phenological 'blueprint' of a genotype (such as leaf and tiller genealogy, phyllochron and floral induction), phenotypic expressions that are strongly modulated by resources and the competition for them among plant organs, and morphogenetic effects of physiological stresses. The present study explores the morphogenetic feedback of water-limited growth. The findings confirm that tillering of rice can be predicted from RGR using a relationship that is common or very similar for genetically and agro-ecologically contrasting cultivars, and that applies to both single plants and crop stands in the field. Trophic control of tillering has been reported previously by various studies (Skinner and Nelson, 1994a; Bos and Neuteboom, 1998b) and the RTR vs RGR relationship has been described by Schnier et al. (1990) and Dingkuhn et al. (1991). It is nevertheless surprising that a common function described the behaviour of high- and low-tillering cultivars alike, thus casting doubt on the breeder's term 'tillering potential'. In fact, in terms of tiller bud formation, all cultivars have the same tillering potential because all leaf axils produce a bud (Hanada, 1993), and cultivar or phenotype differences are due to differential activation of these buds. Murphy and Briske (1992) suggest that apical dominance is not the main determinant in regulating tiller development in grasses. If tiller initiation is driven by resources in much the same way among cultivars and even drought levels, cultivars must have inherently different growth potential, or RGR, during exponential growth. Previous studies indicated that cultivar differences in early growth vigour are strongly correlated with specific leaf area (SLA), which in turn determines the amount of additional energy that can be intercepted with a given investment in leaf dry matter growth (Dingkuhn et al., 1998; Asch et al., 1999). In agreement with this theory, tillering 'potential' and SLA was strongly correlated across cultivars. We therefore can conclude that tillering is indeed a function of assimilate availability, and suggest that varietal selection for high-tillering types is primarily a selection for high-RGR types. To understand the underlying mechanisms, however, the carbon balance of the main stem remains to be studied in relation with the initiation of new tillers.



The hypothesis of RGR driving final leaf blade dimensions was confirmed for the main stem, but the RGR vs LER relationships could not be extrapolated to those leaves of a cohort that were generated by recently formed tillers. Tillers of different descendance eventually developed leaves similar to those produced simultaneously on the main culm, but their first leaves were more similar in size to those of a seedling. Consequently, main stem and tiller behaviour was synchronized in terms of the phyllochron, but could during their 'catch-up' growth not be described as a clone of the main stem. Drought had no effect on these relationships between culms. We conclude that simulation of aggregate leaf area dynamics can use RGR as driving force and can principally treat tillers and the main stem in the same way, but needs to correct for phenological effects on potential leaf size, for example by using an ontogenetic coefficient similar to OC used in this study. These effects depend on the developmental stage of the individual tiller initially, and subsequently on that of the whole plant (as represented by the main stem) when tiller size has caught up with the main stem. The term 'catching up' is probably appropriate because the size of subsequently appearing leaves increased more rapidly on tillers than on main stems (Tivet et al., 2000a). This also indicates that leaf size should not be simulated independently for different culms as proposed by Carberry et al. (1993) for sorghum, because all culms of a rice plant eventually converged towards producing uniform cohorts (Katayama, 1951), whereas independent tiller development would amplify cohort heterogeneity through competition between early and late appearing tillers.

Gillet et al. (1984) proposed a generic concept for morphogenesis on the basis relationships between assimilate supply and the demand it exerted by various competing sinks, the activity of which are modulated by internal and external factors and by their potential growth rate (Ho, 1988; Fournier and Andrieu, 1999). Kirby (1973) analysed tillering, leaf size and ear size of two spring barley cultivars which strongly differed in tillering ability. This author suggested that competition may occur between organs of the same type, such as leaves of a cohort, particularly during the juvenile development stage of each tiller, thereby limiting resource budgets for expansion. Competition may also occur between different types of sinks, elongating leaves, the developing inflorescence and the associated elongation of internodes (Lauer and Simmons, 1988). This phenomenon was probably the cause of a rapid drop in LER, observed on all culms of a plant, for leaves appearing after the estimated period of panicle initiation (Tivet et al., 2000b). It is also possible that the decrease in final leaf blade size during reproductive development, which was consistently observed in our experiments (Tivet et al., 2000a, b) but does not always occur in

the field (Dingkuhn, unpublished data), is due to competition among sinks. These relationships are in line with our hypothesis of trophic control of morphogenesis, but are too complex to be simulated with RGR as generic indicator of internal competition. Probably for this reason, the present model failed to make accurate predictions of tiller and leaf size dynamics during reproductive growth.

Probably of minor relevance for crop modelling, but important for the understanding of the mechanisms behind leaf morphogenesis is the question whether final leaf size is pre-determined during its early differentiation stage (e.g., cell division stage), and/or during leaf expansion. A pre-determination of final organ size, as postulated by MacAdam et al. (1989) on tall fescue or by Granier and Tardieu (1999) on sunflower would subsequently constitute a finite demand for resources, dimensioned by the plant's development stage (concept of OC) and assimilate and nitrogen status soon after organ initiation (here represented by RGR). This hypothesis is not necessarily in conflict with our finding that LER was strongly related to real-time (diurnal) irradiance (Tivet et al., 2000b), because variable LER, on the basis of a pre-determined final blade length and width, might lead to corresponding changes in LED.

Mitchell and Soper (1958) demonstrated on forage crops that environmental conditions affected final blade width but not the size of the apical meristem. More recently, Beemster and Masle (1996) reported that a reduction in final blade width in wheat, induced by soil compaction, was not associated with the size of the apex meristem at the time of leaf initiation, and suggested instead that final blade width was determined by the number of formative cell divisions and the number of proliferative cells along the intercalary meristem.

According to anatomical studies on several grassy species (Sharman, 1942, Zea; Kaufman, 1959a, rice; Skinner and Nelson, 1994b, Festuca), most epidermal files and cell layers were formed within 4 to 5 plastochrons after primordium initiation. In rice, Kaufman (1959b) demonstrated that five plastochrons were necessary for a leaf to attain its full length, thus the time of tip appearance appeared to coincide with the formation of most epidermal files and cell layers. However, Beemster and Masle (1996) reported that during the second plastochron, differences cell division rates resulted in decrease in the number of cell files of mature leaf blades. Consequently, despite some uncertainty regarding the formative periods, it is very likely that available resources affect final leaf dimensions at an early stage of differentiation, and thereby establish a potentially predictable demand for resources. These demand functions represent a structural memory of the past resource situations that dimensioned them.

We conclude that simulation of phenotypic plasticity, based on the principle of growth-driven tiller initiation and leaf dimensioning, can generate and apply finite, organ specific demand functions. These demand functions can then be compared with actual assimilate supply, resulting in a measure of internal competition. The level of competition, in the present study simplistically represented by RGR, might then provide a key not only to understand the variability of organ number and final size, but also of senescence, reserve formation and mobilisation.

#### **4. Conclusion**

This study used a simple model to explore the hypothesis of trophic control of morphogenesis on rice, while focussing on tillering and leaf area development during the vegetative growth period. Relative growth rate was used as an index variable for internal competition for assimilates, and was found to be strongly predictive of tillering and partially predictive of leaf blade dimensions and area. The model, calibrated on the basis of well-watered plants, gave reasonably good predictions for the behaviour of drought stressed plants. Predictions were generally poor, however, during the reproductive growth period, presumably because of the emergence of competing sinks related to internode elongation and panicle development. We conclude that despite the successful validation of the hypothesis, a more detailed model would be needed to elaborate the dynamic demand functions represented by the plant's various sinks. These demand functions, if compared with the current assimilate supply, might represent a future key to model the phenotypic plasticity of rice.

#### **Acknowledgements**

We gratefully acknowledge Antonio Gonzaga Damasceno, Maria Pereira do Carmo, José-Francisco Arruda e Silva, Valdir Vaz de Souza for their help in carrying out the experiments. We also wish to thank the staff of the Embrapa-Cnpaf, Homeiro Aidar and Pedro Arraes for providing greenhouse facilities and financial and technical support.









The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then presents a literature review of the existing research on the topic. The second part of the paper describes the methodology used in the study, including the data collection and analysis techniques. The third part of the paper presents the results of the study, which show that the research objectives have been achieved. The final part of the paper discusses the implications of the findings and provides recommendations for future research.

The results of the study indicate that there is a significant relationship between the variables studied. This finding is consistent with the previous research in the field. The study also found that the research objectives have been achieved, which is a positive outcome. The implications of the findings suggest that there is a need for further research in this area. The recommendations for future research include conducting more studies to explore the relationship between the variables and to identify the factors that influence the results.



## **Discussion**

<b>I. Principaux résultats et perspectives</b>	<b>85</b>
1. Structure : mise en place du nombre de phytomères	85
1.1. De l'émergence de la plante à l'émission de la feuille paniculaire	85
1.2. Le phyllochrone et le rythme d'apparition des feuilles	85
1.3. Le rythme d'apparition des talles	86
1.3.1. Relation avec le rythme d'émission des feuilles	87
1.3.2. Relation avec la croissance	88
2. Dimensionnement des limbes	89
2.1. La vitesse d'allongement foliaire	89
2.1.1. Incidence des conditions environnementales	89
2.1.2. Incidence du stade de développement	90
2.2. Surface des limbes, relation entre les ramifications	91
3. Comparaison variétales	92
<b>II. Intégration dans un modèle de simulation de la surface foliaire</b>	<b>94</b>
1. Cadre de modélisation	94
2. Simulation de la surface foliaire	95
3. Applications	95



## *Discussion*

L'analyse de l'organo- et de la morphogenèse des différents termes de la surface foliaire permet de connaître et de quantifier la réponse de chaque composante à son environnement direct (Lemaire, 1995). Cette démarche analytique permet d'une part, de définir dans un environnement donné les composantes sur lesquelles reposent la diversité génétique, et d'autre part, de caractériser la plasticité phénotypique d'un génotype confronté à des environnements divers. Des stratégies variétales de colonisation de l'espace, aériens et souterrains pouvant alors être identifiées.

A cet égard, les riz cultivés se caractérisent par des morphologies et des phénologies contrastées. Les cultivars *O. glaberrima*, tel que CG14, sont reconnus pour leur sensibilité à la photopériode, leur vigueur végétative précoce (compétitivité vis à vis des plantes adventices), leur LAI et leur taux de production de talles élevés (Dingkuhn et al., 1998; Asch et al., 1999; Dingkuhn et Asch, 1999). A l'opposé, des variétés *O. sativa* appartenant au type indica et japonica, tel Javaé et IAC47, présentent une moindre sensibilité à la photopériode en raison des phases de sélection qui ont entraîné une régression de ce caractère au sein des variétés modernes. La dynamique de mise en place de la surface foliaire ainsi que l'aptitude au tallage varient fortement au sein de ces types variétaux (indica, japonica). Des programmes de sélection, basés sur les hybridations inter-spécifiques entre *O. sativa* et *O. glaberrima*, ont pour objectif de conjuguer les caractères favorables de ces deux espèces et de développer de nouvelles variétés de riz adaptées aux conditions de culture pluviales d'Afrique de l'Ouest (Jones et al., 1997).

Dans l'optique d'une caractérisation de la mise en place de la surface foliaire et de la variabilité génétique, trois variétés faisant référence à deux espèces et des zones agro-écologiques distinctes ont été analysées sous des conditions climatiques et culturelles variables. L'analyse a porté sur le rythme d'émission des feuilles, le tallage et la surface individuelle des limbes (analyse du LER et de la largeur maximale des limbes).

La première partie de ce chapitre est consacré à une présentation du déterminisme de chaque composante de la surface foliaire, aux perspectives de recherche et aux comparaisons variétales. Un modèle mécaniste de simulation de la mise en place de la surface foliaire, basé sur les formalismes pré-établis, est discuté dans une deuxième partie.



# I. Principaux résultats et perspectives

## 1. Structure : mise en place du nombre de phytomères

### 1.1. De l'émergence de la plante à l'émission de la feuille paniculaire

En réponse à la photopériode et à la température, les durées de cycle ont varié au cours de ces essais. Néanmoins, la dynamique du phyllochrone (exprimé en temps thermique) a été relativement stable, soulignant le rôle majeur de la température sur l'émission des feuilles et l'absence d'effet de la photopériode (Chapitre III-1, Fig. 2). De nombreuses études corroborent cette observation, soulignant la faible sensibilité du LAR à la photopériode (Miglietta, 1991a; Slafer et al., 1994).

La sensibilité à la photopériode est plus marquée pour les matériels *O. glaberrima* tel que CG14 que pour IAC47 et Javaé (Dingkuhn et Asch, 1999). Ce cultivar a présenté une différence de 5-6 feuilles entre les différents essais tandis qu'un écart de 1 à 2 feuilles a été enregistré pour Javaé et IAC47 (Chapitre III-1, Fig. 2). Il faut néanmoins souligner que la sensibilité à la photopériode au cours de la PSP est également modulée par la température (Yin et al., 1996; Sié et al., 1998a).

### 1.2. Le phyllochrone et le rythme d'apparition des feuilles

Le nombre de feuilles émises sur le maître-brin, en absence de contrainte hydrique et minérale, est une fonction non linéaire du temps thermique (Chapitre III-1, Fig. 2). Parallèlement, le nombre de feuilles initiées au niveau de l'apex terminal est constant (Nemoto et al., 1995; Pouvreau, 1996). Cette augmentation du phyllochrone est graduelle dans la première phase vraisemblablement en raison de l'augmentation à des rythmes similaires de la hauteur des gaines et de la vitesse d'allongement foliaire. L'allongement du phyllochrone, qui s'accélère, pourrait résulter de la baisse du LER et d'une augmentation de la durée de croissance à l'intérieur des gaines. D'autres auteurs proposent une double relation linéaire (Baker et al., 1990; Allen et al., 1995) avec un point de rupture qui fait référence à la transition entre le stade végétatif et reproductif (Katayama, 1951 cité par Nemoto et al., 1995). A la différence des résultats présentés par Ebata (1990), une décroissance du phyllochrone n'a pas été observée pour les derniers étages foliaires.



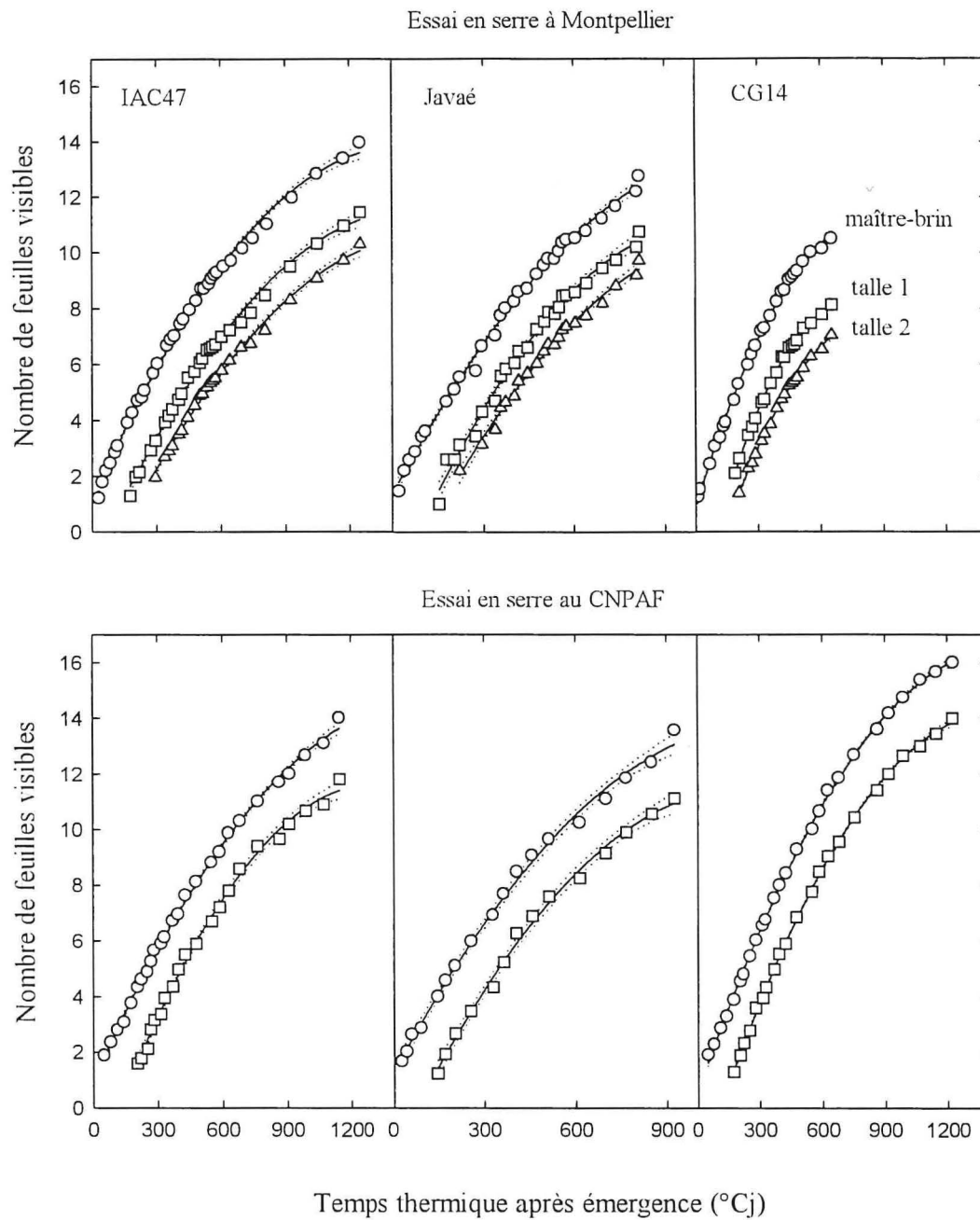


Fig. 1. Relation entre le nombre de feuilles visibles sur le maître-brin et sur deux talles primaires (T1 et T2) et le temps thermique après émergence (base 12°C) chez IAC47, Javaé et CG14 et deux essais conduits en serre au Brésil (CNPAF) et en France à Montpellier (LEPSE).

La réponse du rythme d'émission des feuilles à la température du méristème a été décrite par une fonction asymétrique (fonction Beta, Chapitre III-1, Fig. 2). Au cours de la phase juvénile de développement IAC47 a un rythme d'émission des feuilles inférieur à Javaé et CG14. Les températures seuil et optimale de développement ont été estimées à partir de cette relation à 10.8/28.3°C pour IAC47, 14.5/25.8°C pour Javaé et 14.2/25.6°C pour CG14. Dingkuhn et Miezan (1995a) ont observé, sur 49 variétés de riz, des températures seuil et optimale de développement variant respectivement dans une gamme allant de 9.6 à 15.5°C et de 23 à 29 °C.

Sié et al. (1998a) ont proposé d'utiliser une fonction quadratique, entre le LAR et la température, variable pour chaque étage foliaire. De telles différences, entre stade de développement ne sont pas évidentes dans le cadre de notre étude. Une réponse unique entre le rythme d'émission et la température méristématique a donc été proposée au cours de la phase juvénile de développement.

Le rythme d'émission a été enregistré, pour les essais en serre, pour des talles d'ordre primaire ( $T_1$  et  $T_2$ ) et le maître-brin. Des études complémentaires devront être menées, mais au vu de ces résultats (Fig. 1) et des données enregistrées sur IR64 (*O. sativa* type indica) et Azucena (*O. sativa* type japonica) (Tivet, 1996) nous pouvons conclure à un phyllochrone peu variable entre le maître-brin et les talles.

Finalement, l'allongement progressif du phyllochrone tout au long du cycle implique d'une part la prise en compte de la hauteur croissante des gaines et du rythme d'allongement des feuilles et d'autre part du nombre final de feuilles conditionnant la date d'initiation paniculaire. L'effet de la photopériode sur la date d'initiation paniculaire a été l'objet de nombreuses études et est intégré au sein de nombreux modèles de développement (Gao et al., 1987, 1992; Dingkuhn et al., 1995; Yin et al., 1995, 1997b; Sié et al., 1998a).

Le ralentissement du développement, sous contrainte hydrique, diffère en fonction des variétés (Chapitre II, Table 2). L'analyse de la sensibilité du rythme d'émission des feuilles peut être mené en parallèle de la réponse du LER au déficit hydrique.

### 1.3. Le rythme d'apparition des talles

Nous avons analysé l'émission des talles d'une part en relation avec le rythme d'émission des feuilles du maître-brin et d'autre part en relation avec la croissance aérienne.

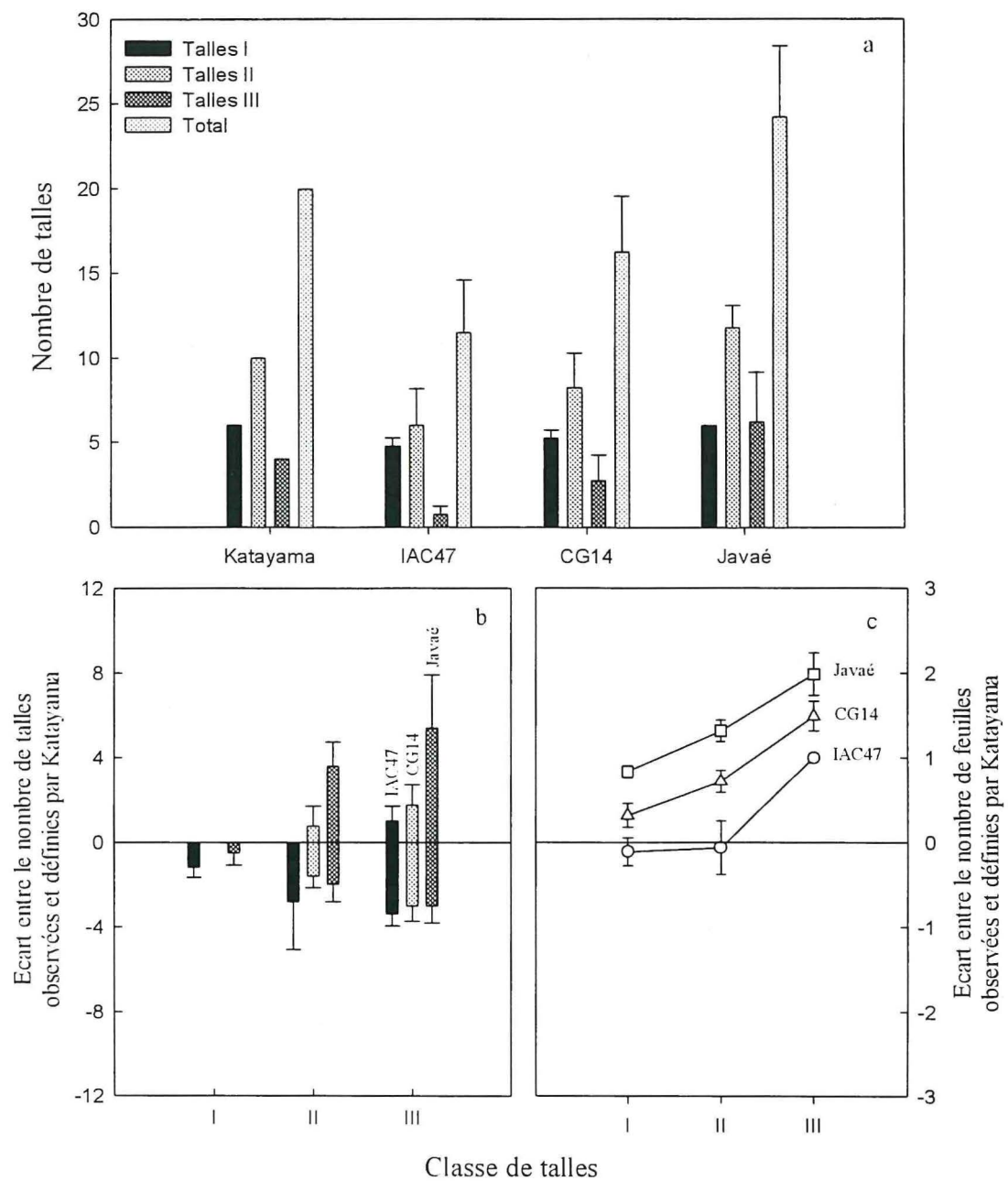


Fig. 2: Analyse du tallage au stade émergence neuvième feuille sur le maître-brin. a) Comparaison du nombre de tiges émises par rapport au schéma de Katayama (la tige de prophyllle du maître-brin n'a été prise en compte). b) Ecart par classe, entre le nombre de tiges observé et attendu. c) Nombre moyen de feuilles excédentaires par classe.

### 1.3.1. Relation avec le rythme d'émission des feuilles

L'analyse du nombre de talles à un stade phénologique donné met en évidence des différences variétales. En effet, au stade neuvième feuille Javaé a un nombre de talles excédentaires par rapport au schéma potentiel proposé par Katayama (1951). A l'opposé IAC47 a un nombre de talles très nettement inférieur (Fig. 2a) (Chapitre II, Fig. 2). En théorie, 20 ramifications peuvent se développer à ce stade. L'étude de la généalogie de ces talles met en évidence trois éléments :

- ♦ Les sauts de talles les plus fréquents se produisent à l'aisselle des prophylles.
- ♦ L'émergence des talles, en particulier secondaire et tertiaire, précède l'apparition de la feuille correspondante du maître-brin. Les talles d'ordre supérieur émergent de plus en plus précocement par rapport au schéma proposé par Katayama (1951) (Fig. 2b) ce qui induit un nombre de feuilles supérieur par ramification par rapport au schéma potentiel (Fig. 2c). Dans le cas de Javaé, l'émergence de la quatrième feuille de la talle primaire 1 apparaît 0.7 phyllochrone avant l'émergence de la septième feuille du maître-brin. Cette avance persiste tout au long du cycle et ne résulte pas *a priori* pour cette talle d'un phyllochrone plus court (Hanada, 1993). Matsuba (1988a) confirme cette analyse, la différence [nombre actuel de feuilles moins nombre de feuilles défini par le schéma de synchronisme d'apparition] est positive et augmente pour les talles d'ordre supérieurs. De son côté, Nemoto et al. (1995) démontre que l'occurrence de ces feuilles supplémentaires est observable chez des plantes isolées et que cet écart correspond à des phyllochrones différents entre les ramifications.
- ♦ Des comportements variétaux peuvent être mis en évidence, Javaé et CG14 ont montré une émergence précoce des ramifications en comparaison à IAC47 qui affiche un retard pour les talles primaires, néanmoins l'avance à l'émergence se retrouve sur les talles d'ordre III (Fig. 2c).

Il apparaît complexe, à partir des études de nombreux auteurs (Matsuba, 1988a; Skinner et Nelson, 1992; Van Loo, 1993) de prédire l'émission des talles sur la base du rythme d'émission des feuilles et du taux de remplissage des sites (« site filling » ou « site usage »). La variabilité dans l'expression du tallage souligne l'influence de la variété (*effet constitutif*) (Yoshida, 1981), des conditions climatiques (Davies et Thomas, 1983; Ichwantoari et al., 1989; Krenzer et al., 1991; Bos et Neuteboom, 1998b) et culturelles rencontrées (*effet inductif*) (Masle-Meynard, 1981; Lauer et Simmons, 1989; Longnecker et al., 1993; Gautier et al., 1999).

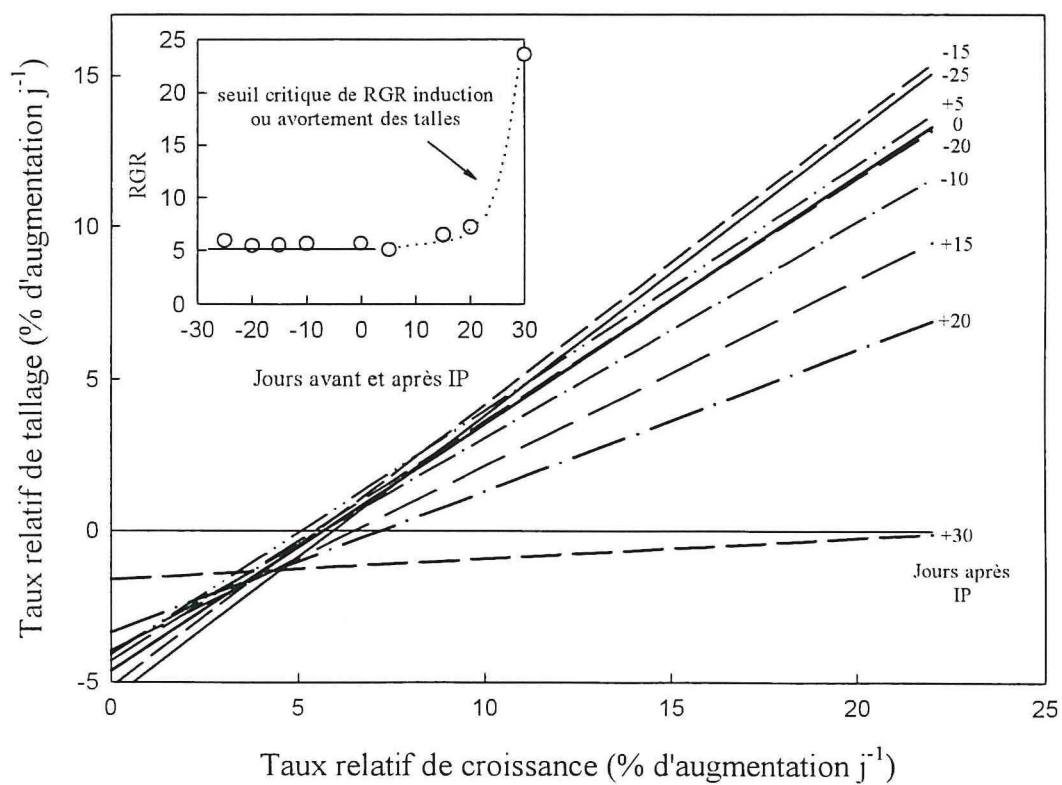


Fig. 3: Relation entre un taux relatif de tallage et un taux relatif de croissance entre différents stades avant et après initiation paniculaire (IP), 1987 et 1988. D'après Schnier et al. (1990).



### 1.3.2. Relation avec la croissance

Le nombre de talles émises à l'échelle de la plante ou d'un peuplement a été analysé en relation avec le taux d'accumulation de matière sèche aérienne (Chapitre II, Fig. 3). Une relation linéaire a été obtenue entre le taux relatif de tallage et le taux relatif de croissance. La pente et l'intercept en X de cette relation (seuil de tallage) n'ont pas varié au cours des stades précoces de développement, quel que soit le régime hydrique ou la variété. Une étude précédente associant un matériel indica et japonica nous avait conduit à la même conclusion (Tivet, 1996).

En revanche, la pente de cette relation a été affectée négativement pour le dernier stade étudié, à savoir entre la neuvième feuille et la feuille paniculaire (Chapitre II, Fig. 3a). Des résultats précédents de Schnier et al. (1990) ont mis en évidence une pente constante au cours des stades végétatifs et une diminution progressive par la suite (Fig. 3). Au cours des stades post-initiation paniculaire (insert Fig. 3) l'augmentation du nombre d'organes en compétition (inflorescence, entrenœud) génère des RGRs seuils de tallage supérieurs. Les résultats de Lauer et Simmons (1988) et Chafai et Simmons (1988) sur orge démontrent que la proportion d'assimilats exportée des talles vers le maître-brin augmente dès l'allongement du maître-brin entraînant une mortalité précoce des ramifications les plus jeunes.

Cette relation RTR/RGR, ainsi que la détermination d'un seuil limite d'avortement ou d'induction des ramifications, sont séduisantes dans le cadre d'une simulation dynamique. Nous avons vu qu'il peut être plus fiable et précis de caler l'émergence des talles sur le RGR plutôt que sur le schéma de synchronisme d'apparition ; le développement des talles n'étant pas toujours synchrone, l'apparition peut opérer par vague en fonction de la disponibilité des ressources du milieu (Rickman et al., 1983).

L'apparition des talles est corrélée positivement au taux relatif de croissance, néanmoins, pour être exact, il conviendrait d'analyser la demande des différents puits (talles) en relation avec les variations d'assimilation du maître-brin ou de la talle mère. En effet le RGR global, mesuré à l'échelle de l'individu, masque les évolutions propres de chaque ramification et correspond à un indicateur synthétique du niveau de compétition interne.

Si une régulation trophique du tallage prépondérante peut être avancée chez le riz d'autres facteurs peuvent intervenir, en particulier un contrôle photo-morphogénétique du tallage. Chez les graminées fourragères les variations spectrales, induites lors du passage au travers de la canopée (réduction du rapport rouge clair / rouge sombre), affectent le taux de remplissage des sites (Casal et al., 1985; Deregibus et al., 1985; Gautier et al., 1999). L'analyse d'un

contrôle photo-morphogénétique est néanmoins complexe, la baisse du RGR avec le stade phénologique et la réduction du rapport RC/RS pouvant apparaître au même moment.

## ***2. Dimensionnement des limbes***

### **2.1. La vitesse d'allongement foliaire**

#### 2.1.1. Incidence des conditions environnementales

##### *Déterminisme thermique*

Une relation linéaire a été obtenue entre le LER et la température à la base de la plante (Chapitre III-1, Fig. 4). Néanmoins, cette référence thermique ainsi que la température de l'air et superficielle du sol n'ont pas pu rendre compte de l'hystérésis observé en cours de journée pour l'ensemble des variétés et des sites étudiés (Montpellier, Goiânia, Chapitre III-1, Fig. 6a). Nous pouvons donc conclure que la température méristématique a été considérée, comme chez de nombreuses espèces de la famille des Poacées, comme le déterminant principal mais non exclusif du LER (Squire et al., 1983; Squire et Ong, 1983; Ben Haj Salah et Tardieu, 1996; Lafarge et al., 1998).

##### *Incidence de la radiation et du VPD*

Le déterminisme thermique a été observé au cours de la phase nocturne, en absence des effets de la radiation et de déficit de pression de vapeur, négligeables pendant cette période. Cette relation, traduisant la réponse théorique du LER à la température, a été utilisée pour calculer le LER diurne (Chapitre III-1, Fig. 6b). L'écart observé au cours de la phase diurne entre  $[\text{LER}(\text{obs.}) - \text{LER}(\text{sim.})]$  présente une cinétique comparable à celle du PPFD et du VPD (Chapitre III-1, Fig. 6c, d). En raison de l'auto-corrélation de ces deux variables climatiques un effet direct de l'un ou l'autre de ces facteurs ne peut pas être mis en exergue. On peut néanmoins souligner la corrélation positive entre l'hystérésis et le PPFD moyen diurne ou le VPD air, ceci pour des sites et des étages foliaires différents.

L'observation d'une relation directe entre le LER et la radiation est en contradiction avec de nombreux résultats. Ben Haj Salah et Tardieu (1996) démontrent sur maïs que le LER n'est pas modifié au cours de la phase linéaire d'allongement pour une gamme de PPFD variable. Granier et Tardieu (1999) précisent sur tournesol que l'expansion et la division cellulaires sont modifiées par la quantité de PPFD absorbée essentiellement au cours de la phase

exponentielle. L'article de synthèse de Tardieu et al. (1999) démontre que le LER un jour donné ne peut être rattaché au niveau d'assimilation carbonée du même jour.

### 2.1.2. Incidence du stade de développement

La réponse du LER à la température du méristème varie en fonction du stade phénologique de la plante (Chapitre III-1, Table 3). La pente de cette relation et la surface finale des limbes augmentent graduellement jusqu'aux positions 8-9 sur le maître-brin et diminuent pour les derniers étages foliaires mesurés. Cette décroissance peut être rattachée à la transition entre le stade végétatif et reproductif (Borril, 1959; Parsons et Robson, 1980) et au jeu des compétitions internes (Kirby, 1973). L'initiation de nouveaux puits tel que l'inflorescence et/ou les entrenœuds s'allongeant augmente la compétition pour les assimilats et peut induire une réduction du LER et de la taille finale des organes.

Les températures seuil de croissance diffèrent en fonction des stades phénologiques (Chapitre III-1, Table III). De tels résultats avaient été soulignés pour le rythme d'émission des feuilles par Sié et al. (1998a). Ces températures seuil oscillent entre 10.1 et 13.6 °C pour l'ensemble des variétés et des étages foliaires. La comparaison des températures seuil de développement (entre 10.8 et 14.5°C) et de croissance nous amènent à la même conclusion que Lafarge (1998) qui avait mis en évidence sur sorgho un seuil commun pour l'allongement foliaire et l'émission des feuilles.

Une étude complémentaire mérite d'être développée afin de préciser les facteurs environnementaux et/ou métaboliques qui sont à la base de ces résultats. Il est possible que le LER réponde partiellement à la situation trophique actuelle (hysteresis) et partiellement à une situation trophique passée (division et expansion cellulaire). Si l'on ajoute à cela les effets directs (turgescence) et indirects (ABA) de la situation hydrique, le système devient très complexe. L'enjeu étant de déterminer pour quel écotype et dans quelle situation l'un ou l'autre mécanisme devient dominant, permettant ainsi de prédire les réponses du LER à l'environnement.

La réduction du LER en relation avec le passage au stade reproductif et la présence de nouveaux puits prioritaires mérite d'être analysée afin de valider ou de rejeter l'hypothèse d'un contrôle trophique de la morphogenèse. L'analyse des compétitions internes pourrait être basée sur une analyse détaillée des facteurs qui président à la synchronisation des processus organogénétiques et morphogénétiques entre les organes (initiation et allongement du limbe, des talles, de la gain et des entrenœuds). De nombreux travaux ont présenté cette

synchronisation d'initiation et d'apparition des feuilles, des talles et de l'inflorescence (Matsushima, 1957; Hay et Kemp, 1990; Kirby, 1990). Skinner et Nelson (1995) ont détaillé, sur fétuque, le synchronisme de croissance des limbes, gaines et talles qui constituent trois nœuds successifs sur une même ramification. Il est légitime de supposer qu'un tel synchronisme puisse se retrouver chez le riz. Un contrôle de l'organo- et de la morphogenèse à un nœud donné en relation avec les états de croissance des nœuds précédents validerait notre hypothèse d'une régulation trophique.

## 2.2. Surface des limbes, relation entre les ramifications

Les interactions entre les ramifications étant peu connues, de nombreux auteurs considèrent les talles comme des réitérations du maître-brin (Van Loo, 1993), la surface finale des limbes peut être définie par des fonctions descriptives (Dwyer et Stewart, 1986; Cao et al., 1988; Carberry et al., 1993) ou par l'utilisation de coefficients empiriques (Amir et Sinclair, 1991; Van Loo, 1993).

La surface individuelle des limbes et les composantes longueur et largeur ont été analysées selon 3 échelles : 1) en fonction de la position de la feuille sur sa ramification (référence topologique, quasi-spatiale), 2) en fonction du synchronisme d'apparition des feuilles (référence temporelle), 3) en fonction de la somme des indices de position des feuilles et des talles (référence architecturale) (Chapitre III-2, Fig. 2). L'étude de ces différents profils entraîne plusieurs remarques :

- ♦ Le profil de surface finale des limbes est similaire entre le maître-brin et les talles malgré un nombre final de feuilles différent (Chapitre II, Fig. 6 et Chapitre III-2, Fig. 1);
- ♦ Pour une référence temporelle (cohorte d'apparition) la surface finale des limbes, au cours des stades précoces de développement, est inférieure à celle du maître-brin (Chapitre II, Fig. 6 et Chapitre IV, Fig. 7);
- ♦ L'analyse des cohortes d'apparition met en évidence que la surface des feuilles des talles augmente plus rapidement que les feuilles du maître-brin. Parallèlement, la surface finale maximale est obtenue au même stade phénologique et la réduction de la surface foliaire pour les derniers étages est synchrone entre les ramifications (Chapitre II, Fig. 6).

L'utilisation des cohortes d'apparition et de la somme des indices de position des feuilles et des talles ont permis de rendre compte du maximum de variabilité observée au niveau des

largeurs maximales et des longueurs finales inhérentes à des états de développement et de croissance distincts entre les ramifications.

D'un autre côté, la variabilité observée au niveau des vitesses d'allongement foliaire entre ramifications n'a pas pu être expliquée par une échelle temporelle ou architecturale. Nous ne pouvons néanmoins généraliser cette dernière observation car une seule variété a fait l'objet de cette étude (IAC47). L'analyse comparative, par cohorte, des LERs des talles et du maître-brin amènent aux remarques suivantes (Chapitre III, Fig. 7) :

- ♦ Les LERs des talles les plus jeunes sont inférieurs aux LERs des talles âgées;
- ♦ Les LERs des talles sont supérieurs au LER du maître-brin;
- ♦ Les longueurs finales inférieures observées chez les talles par rapport au maître-brin, au cours des stades précoces de développement, doivent résulter d'une durée d'allongement inférieure des limbes des talles. Si l'on admet que la relation entre le phyllochrone et la durée apparente d'allongement est conservée entre les ramifications l'observation précédente est en contradiction avec les résultats de LAR similaire entre les ramifications.

La durée de vie d'une feuille n'a pas été abordée au cours de ce travail. En régime hydrique et minéral non limitant la sénescence varie en fonction de la densité de semis, du niveau de radiation perçue et du stade de développement (Dingkuhn et al., 1991; Murayama, 1995; Birch et al., 1998a). A partir de l'initiation paniculaire et de l'allongement des entrenoeuds la remobilisation des assimilats stockés au niveau des limbes, des gaines, des tiges et des racines s'intensifient, entraînant une accélération progressive de la sénescence (Murayama, 1995). Précédant le stade supposé d'initiation paniculaire, 5 à 8 feuilles vertes ont été observées à l'échelle du maître-brin, respectivement, au champ (peuplement) et en serre (plantes isolées). La sénescence pourrait être pilotée à partir du bilan journalier offre / demande; lorsque la demande n'est pas satisfaite des feuilles sont alors "sacrifiées" avec une remobilisation des carbohydrates non structurels.

### ***3. Comparaison variétales***

Au cours du deuxième chapitre, le tallage et la dynamique de la croissance foliaire ont été présentés. La surface foliaire mise en place à l'échelle de la plante est supérieure chez CG14





en comparaison à IAC47 et Javaé. La surface moyenne à l'échelle d'une ramification et à l'échelle de la feuille est élevée chez IAC47, faible chez Javaé et intermédiaire chez CG14.

Le rythme d'émission des feuilles présente un fort déterminisme variétal, le matériel japonica (IAC47) a un LAR faible en comparaison de Javaé et CG14. Les vitesses d'allongement sont en revanche moins variables. Le jeu des compétitions internes, hypothèse de puits prioritaires comme l'inflorescence ou les entrenœuds, masque probablement les différences variétales du LER. Néanmoins de nombreux auteurs établissent une corrélation négative entre le LER et le rythme d'émission et le LER et le tallage (Jones et al., 1979; Zarrouh et al., 1984).

La surface foliaire supérieure chez CG14, en comparaison à IAC47 ou à d'autres variétés pluviales traditionnelles (Dingkuhn et al., 1999) est due à un rythme d'émission et/ou à une durée d'émission des feuilles et à une production de talles élevées. La durée d'allongement apparente de chaque organe élevée chez IAC47 contribue significativement à des surfaces individuelles des feuilles supérieures.

Sous un régime hydrique limitant l'amplitude de réponse diffère en fonction de la variété, et de la composante de la surface foliaire considérée. La réponse de Javaé à une contrainte hydrique est remarquable : le rythme d'émission des feuilles de cette variété est peu affecté, à l'opposé la taille individuelle des organes et le tallage sont fortement réduits. Chez CG14, l'ensemble des composantes de la surface foliaire sont affectées négativement par la contrainte hydrique : rythme d'émission des feuilles, taux d'émission des talles, surface individuelle, longueur et largeur des limbes. De plus, la sénescence de cette variété est exacerbée (Chapitre II, Table 2).

Les géotypes de l'espèce *O. glaberrima*. (CG14) et du type indica (Javaé) sont reconnus pour leur aptitude au tallage supérieure à IAC47 et à d'autres variétés traditionnelles du type japonica utilisées en culture pluviale (Dingkuhn et al., 1998; Dingkuhn et al., 1999). Quel que soit le stade phénologique, Javaé et CG14 ont des valeurs de surface foliaire spécifique (SLA) et de RGR supérieures à IAC47. Le tallage plus faible de ce dernier matériel résulte à chaque stade d'un RGR inférieur par rapport à CG14 et Javaé. Ce déterminant génétique, SLA, induit les différences de RGR entre les variétés au cours du cycle. La capacité de chaque variété à accumuler des assimilats est le déterminant principal du tallage. Le taux relatif de croissance apparaît comme un critère de sélection pour des variétés à fort tallage et pour une bonne compétitivité vis à vis des mauvaises herbes.

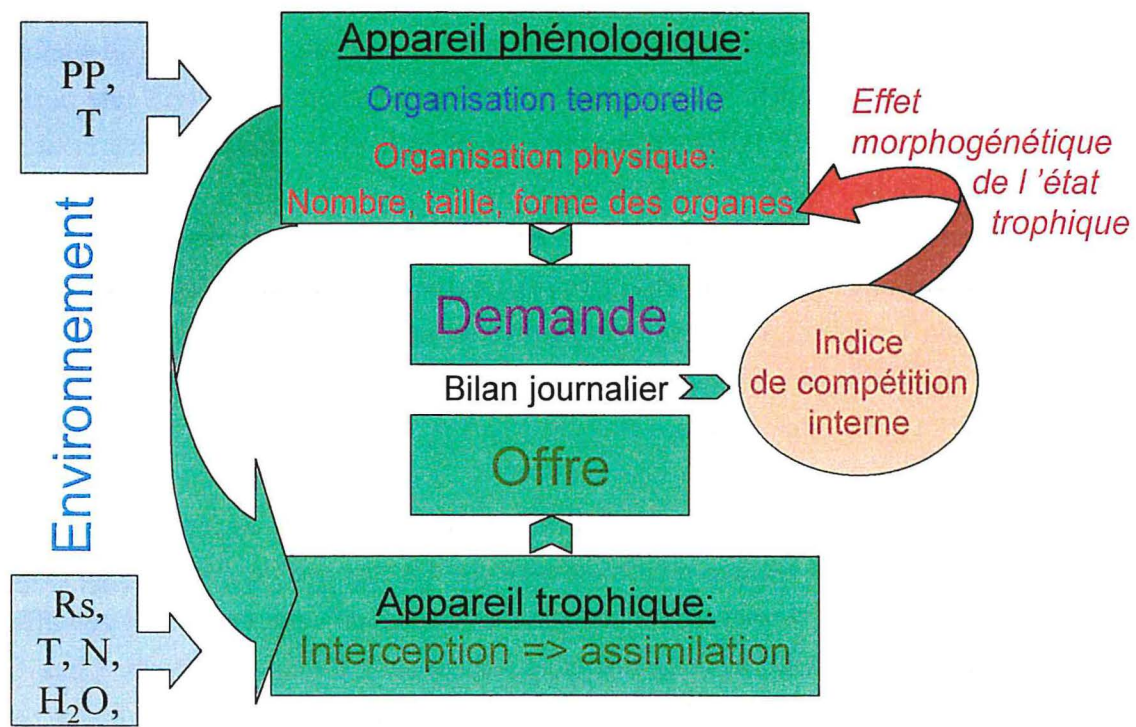


Fig. 4. Schéma conceptuel d'une régulation trophique de la morphogénèse (d'après Dingkuhn M., Siband P., de Raïssac M., présentation Action Thématique Programmée-CIRAD 2000). Variables climatiques : PP photopériode, T température, Rs radiation solaire et N azote.

## II. Intégration dans un modèle de simulation de la surface foliaire

A partir des différents formalismes et des hypothèses établis, un schéma exploratoire d'une régulation trophique de la morphogenèse, en réponse à la compétition interne et à une contrainte hydrique, a été développé à partir de la construction d'un modèle mécaniste inspiré de la Fig. 4. Ce modèle est composé de deux modules principaux faisant référence à un appareil phénologique et trophique. Un indice de compétition, résultant de l'équilibre offre / demande à l'échelle de la plante, est utilisé comme déterminant morphogénétique de la taille des feuilles et du développement des ramifications.

### 1. Cadre de modélisation

Les différents stades phénologiques (initiation paniculaire, floraison, maturité), définissant l'organisation temporelle, n'ont pas fait l'objet de cette modélisation. De plus, l'assimilation journalière n'a pas été simulée, l'indice de compétition a été défini à partir des données mesurées de matière sèche aérienne, il correspond ici au taux relatif de croissance (RGR).

La taille finale des feuilles est pré-déterminée lors des stades précoces de développement au cours desquels les ressources (azote, assimilats) peuvent affecter cette potentialité en limitant l'expansion et/ou le nombre de cellules (Volenec et Nelson, 1983; Gastal et Nelson, 1994; Granier et Tardieu, 1999). Dans notre modèle, cet effet sur la vitesse d'allongement foliaire a été simulé à partir du RGR observé. En raison de l'incidence du stade phénologique sur le LER, sur la longueur et la largeur des limbes, la taille potentielle a également été définie en fonction de la position de la feuille sur une ramification. Ce paramètre ontogénétique qui fait référence à une pré-détermination de la taille finale a donc été calculé à partir des données de surface et de RGR mesurées sous des conditions hydriques et minérales non limitantes (serre Goiânia) (Chapitre IV, Fig. 3).

L'incidence d'une contrainte hydrique a été analysée à partir des simulations journalières du RGR, basées sur les données initiales de biomasse aérienne relatives à ce traitement. Les paramètres ontogénétiques de pré-détermination de la longueur et de la largeur finale ont été identiques à ceux utilisés en condition hydrique non limitante. En d'autres termes, ces paramètres ont été modulés par l'acquisition des ressources de chaque variété en fonction du traitement hydrique.

De nombreux modèles (Van Loo, 1993; Tabourel-Tayot et Gastal, 1998) considèrent les talles comme des réitérations du maître-brin. Nous avons considéré que des feuilles se développant au même stade sur le maître-brin et sur des talles présentaient la même demande.

## ***2. Simulation de la surface foliaire***

La théorie trophique a partiellement expliqué l'effet du stress sur le LER. A l'opposé, l'hypothèse trophique a été validée pour le tallage au cours des stades précoces de développement pour des conditions de culture variées (Chapitre IV, Fig. 2 et 4).

La prédiction du dimensionnement des limbes, de la longueur et de la largeur à l'échelle du maître-brin, est satisfaisante à partir des hypothèses et formalismes. Néanmoins, la non prise en compte, sous contrainte hydrique, d'un contrôle hydrique et/ou métabolique de l'expansion foliaire (Boyer, 1987; Nonami et Boyer, 1990; Chazen et Neumann, 1994; Ben Haj Salah et Tardieu, 1997) amène à une sur-estimation de la surface individuelle, de la longueur et de la largeur des limbes (Chapitre IV, Fig. 5 et 6).

Les variations de surfaces finales des limbes pour une cohorte (Chapitre IV, Fig. 7) entraînent des sur-estimations de surface à l'échelle de la plante. Ces différences entre maître-brin et talles au cours de la phase juvénile de développement devront être incorporées à terme dans ce modèle si l'on souhaite prétendre rendre compte de la mise en place de la surface foliaire à l'échelle de la plante et du peuplement.

L'émission des talles pour les régimes hydriques limitants a été simulée à partir d'une relation variétale établie à partir du traitement témoin. L'utilisation de cette relation rend compte du nombre de talles émises avec une bonne précision au cours de la phase juvénile de développement. La sensibilité de cette relation lors du passage au stade reproductif ne nous a pas permis de prédire l'émission des talles tout au long du cycle.

Cette relation, robuste, a été validée avec succès au cours de la phase juvénile de développement (0-38 jours après émergence, 7-8 sur le maître-brin), pour des essais conduits au champ au Brésil.

## ***3. Applications***

La prédiction de la taille finale à partir d'un indicateur global de croissance ne rend pas compte de la position de l'organe à l'intérieur de la canopée dont la demande en assimilats



peut varier en fonction des strates du couvert. L'utilisation de la somme des indices de position des feuilles et des talles permet d'intégrer l'ordre de la ramification et la position de la feuille sur cette ramification. Cet indice intègre le nombre de phytomères de la base de la plante jusqu'à la feuille considérée, il présente de fait un premier couplage avec un modèle architectural.

De nombreux axes de recherche peuvent être développés à partir de ces modèles d'analyse de la plasticité :

- ♦ Echelle analytique

Le déterminisme des composantes de la surface foliaire ainsi que la sensibilité des formalismes utilisés peuvent être précisés et évalués à partir de ce type de modèle.

- ♦ Utilité agronomique de la plasticité phénotypique

Les réponses phénologiques et morphologiques dues au stress ont potentiellement une valeur préventive (conservation d'eau), mais elles peuvent être interprétées également comme l'expression d'une sensibilité à la contrainte. L'évaluation agronomique de ces déformations peut correspondre à un champ d'application de ces modèles.

- ♦ Identification de stratégies variétales avantageuses sous des conditions spécifiques

La tolérance à la sécheresse et la compétitivité vis à vis des plantes adventices sont des critères déterminants de sélection et de diffusion des variétés. La contradiction qui lie ces deux critères, économie d'eau et végétation luxuriante, peut déboucher sur une stratégie variétale : une vigueur végétative importante et précoce, combinée avec la capacité de sacrifier et de reconstituer rapidement une partie du couvert, aurait un avantage comparatif.



## Conclusion





## *Conclusion*

Selon certaines estimations un gain de 50% de la production de riz sera nécessaire pour subvenir aux besoins de l'humanité en 2030 (Greenland, 1997). L'amélioration génétique des céréales, plus particulièrement du riz et du maïs, associée à une utilisation élevée des engrais minéraux et des pesticides a conduit à une intensification de la production et à une augmentation spectaculaire des rendements dans les années 60-70. Néanmoins, après ce bond, une stagnation des rendements a été enregistrée au cours des dernières années, la production mondiale augmentant principalement grâce à l'extension des surfaces cultivées.

Les contraintes économiques (instabilité du marché, approvisionnement) et physiques (pression des adventices, érosion hydrique, chute de la fertilité des sols) constituent les principaux freins des systèmes de production du monde tropical. Le concept d'une révolution dite 'doublement verte' s'est récemment développé sur la base d'une utilisation rationnelle des intrants couplée à une protection de l'environnement. D'une part, face à la dégradation des terres cultivées et aux pollutions édaphiques de nouveaux systèmes de culture ont été conçus. Le CIRAD, par l'intermédiaire des travaux de Seguy et al. (1996) au Brésil, s'est engagé depuis plus de dix ans sur cette voie en développant des systèmes de culture à base de semis direct sur couverture végétale. D'autre part, au delà des recommandations normatives de la révolution verte, il s'agit aujourd'hui d'adapter les itinéraires techniques à la variabilité des situations, tant écologiques que socio-économiques. Il convient notamment de créer des matériels génétiques ajustés à un système de culture (différenciation génotypique) et sécurisant le rendement en conditions variables (plasticité phénotypique).

Le développement de modèles mécanistes, intégrant les paramètres variétaux et leur amplitude de réponse (plasticité phénotypique), deviennent des outils complémentaires des expérimentations menées en milieu réel. Des stratégies de colonisation de l'espace aérien et souterrain et l'utilité agronomique d'une plasticité temporelle et physique peuvent être analysées à partir des jeux de simulations issus de ces modèles. A terme, cette approche peut permettre d'identifier les idéotypes les plus appropriés à une spécificité locale.





## **Références bibliographiques**





## Références bibliographiques

- Abbe, E.C., Randolph, L.F., Einset, J., 1941. The developmental relationship between shoot apex and growth pattern of leaf blade in diploid maize. *American Journal of Botany* 28, 778-784.
- Acevedo, E., Hsiao, T.C., Henderson, S.A., 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes water status. *Plant Physiology* 48, 631-636.
- Akita, S., 1989. Improving yield potential in tropical rice. In: *Progress in irrigated rice research*. Institute, International Rice Research, Los Baños, Philippines, pp. 41-73.
- Akita, S., 1995. 3. Physiological mechanism of dry matter production. 5. Dry matter production of rice population. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 648-689.
- Alagarwamy, G., Ritchie, J.T., 1991. Phasic developement in CERES-Sorghum model. In: Hodges, T. (Eds). *Predicting Crop Phenology*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 143-152.
- Allen, J.R., McKee, G.W., McGahen, J.H., 1973. Leaf number and maturity in hybrid corn. *Agronomy Journal* 65, 233-235.
- Allen, L.H., Baker, J.T., Albrecht, S.L., Boote, K.J., Pan, D., Vu, J.C.V., 1995. Carbon dioxide and temperature effects on rice. In: Peng, S., Ingram, K.T., Neue, H.U., Ziska, L.H. (Eds). *Climate Change and Rice*. International Rice Research Institute, New York, USA, pp. 259-277.
- Alocilja, E.C., Ritchie, J.T., 1991. A model for the phenology of rice. In: (Ed.), Hodges T. (Eds). *Predicting crop phenology*. CRC. Press, Boca Raton, FL, pp. 181-190.
- Amano, T., Zhu, Q., Wang, Y., Inoue, N., Tanaka, H., 1993. Case studies on high yields of paddy rice in Jiangsu Province, China: I. Characteristics of grain production. *Japanese Journal of Crop Science* 62, 267-274.
- Amir, J., Sinclair, T.R., 1991. A model of temperature and solar-radiation effects on spring wheat growth and yield. *Field Crops Research* 28, 47-58.
- Angus, J.F., Mackenzie, D.H., Morton, R., Schafer, C.A., 1981. Phasic development in field crops. II. Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Research* 4, 269-283.
- Asch, F., Sow, A., Dingkuhn, M., 1999. Reserve mobilization, dry matter partitioning and specific leaf area in seedlings of african rice cultivars differing in early vigor. *Field Crops Research* 62, 191-202.
- Austin, R.B., Bingham, J., Blackwell, R.D., Evans, L.T., Ford, M.A., Morgan, C.L., Taylor, M., 1980. Genetic improvements in winter wheat yields since 1990 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 94, 675-689.
- Barlow, E.W.R., Boersma, L., Young, J.L., 1976. Root temperature and soil water potential effects on growth and soluble carbohydrate concentration of corn seedlings. *Crop Science* 16, 59-62.
- Baker, J.T., Gallagher, J.N., Monteith, J.L., 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. *Plant, Cell and Environment* 3, 285-287.
- Baker, C.K., Gallagher, J.N., 1983a. The development of winter wheat in the field. 1. Relation between apical development and plant morphology within and between seasons. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 101, 327-335.
- Baker, C.K., Gallagher, J.N., 1983b. The development of winter wheat in the field. 2. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 101, 337-344.



- Baker, J.T., Pinter Jr., P.J., Reginato, R.J., Kanemasu, E.T., 1986. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agronomy Journal* 78, 605-613.
- Baker, J.T., Allen, L.H., Boote, K.J., Jones, P., Jones, J.W., 1990. Developmental responses of rice to photoperiod and carbon dioxide concentration. *Agricultural and Forest Meteorology* 50, 201-210.
- Bastiaans, L., Kropff, M.J., Kempuchetty, N., Rajan, A., Migo, T.R., 1997. Can simulation models help design rice cultivars that are more competitive against weeds. *Field Crops Research* 51, 101-111.
- Bauer, A., Frank, A.B., Black, A.L., 1984. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agronomy Journal* 76, 829-835.
- Beauchamp, E.G., Lathwell, D.J., 1967. Root-zone temperature effects on the early development of maize. *Plant and Soil* 26, 224-234.
- Beemster, G.T.S., Masle, J., 1996. The role of apical development around the time of leaf initiation in determining leaf width at maturity in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) with impeded roots. *Journal of Experimental Botany* 47, 1679-1688.
- Belaygue, C., Wery, J., Cowan, A.A., Tardieu, F., 1996. Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant area under water deficit in white clover. *Crop Science* 36, 1240-1246.
- Ben Haj Salah, H., Tardieu, F., 1995. Temperature affects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length. *Plant Physiology* 109, 861-870.
- Ben Haj Salah, H., 1996. Analyse de la vitesse de croissance foliaire du maïs (*Zea mays* L.) en conditions climatiques fluctuantes. Conséquences de déficits hydriques dans le sol. Thèse de doctorat, Agronomie-Ecophysiologie. INA-Paris Grignon, 73 pp.
- Ben Haj Salah, H., Tardieu, F., 1996. Quantitative analysis of the combined effects of temperature, evaporative demand, and light on leaf elongation rate in well-watered field and laboratory-grown maize plants. *Journal of Experimental Botany* 47, 1689-1698.
- Ben Haj Salah, H., Tardieu, F., 1997. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand. *Plant Physiology* 114, 893-900.
- Bezançon, G., 1993. Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud, et les formes sauvages et adventices apparentée: diversité, relations génétiques et domestication. ORSTOM éditions.
- Birch, C.J., Carberry, P.S., Muchow, R.C., McCown, R.L., Hargreaves, J.N.G., 1990. Development and evaluation of a sorghum model based on CERES-Maize in a semi-arid tropical environment. *Field Crops Research* 24, 87-104.
- Birch, C.J., Hammer, G.L., Rickert, K.G., 1998a. Improved methods for predicting individual leaf area and leaf senescence in maize (*Zea mays* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 49, 249-262.
- Birch, C.J., Vos, J., Kiniry, J., Bos, H.J., Elings, A., 1998b. Phyllochron responds to acclimation to temperature and irradiance in maize. *Field Crops Research* 59, 187-200.
- Bonhomme, R., Ruget, F., Derieux, M., Vincourt, P., 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences* 294, 393-398.
- Bonhomme, R., 1984. Mise en place des appareils foliaire et racinaire. In: (Eds). *Physiologie du maïs*. INRA, Paris, pp. 63-85.
- Boone, M.Y.L., Rickman, R.W., Whisler, F.D., 1990. Leaf appearance rates of two winter wheat cultivars under high carbon dioxide conditions. *Agronomy Journal* 82, 718-724.
- Boonjung, H., Fukai, S., 1996a. Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 1. Growth during drought. *Field Crops Research* 48, 37-45.



- Boonjung, H., Fukai, S., 1996b. Effects of soil water deficit at different growth stages on rice growth and yield under upland conditions. 2. Phenology, biomass production and yield. *Field Crops Research* 48, 47-55.
- Borril, M., 1959. Inflorescence initiation and leaf size in some gramineae. *Annals of Botany* 23, 217-227.
- Bos, H.J., Neuteboom, J.H., 1998a. Growth of individual leaves of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) as influenced by temperature and light intensity. *Annals of Botany* 81, 141-149.
- Bos, H.J., Neuteboom, J.H., 1998b. Morphological analysis of leaf and tiller number dynamics of wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to temperature and light intensity. *Annals of Botany* 81, 131-139.
- Boyer, J.S., 1987. Hydraulics, wall extensibility and wall proteins. In: *Physiology of cell expansion during plant growth*. Cosgrove, D.J., Knievels, D.P., Texas A&M University, pp. 109-121.
- Bubar, C.J., Morrison, I.N., 1984. Growth responses of green and yellow foxtail (*Setaria viridis* and *S. lutescens*) to shade. *Weed Science* 32, 774-780.
- Cao, W., Hesketh, J.D., Zur, B., Reid, J.F., 1988. Leaf area development in maize and soybean plants. *Biotronics* 17, 9-15.
- Cao, W., Moss, D.N., 1989a. Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science* 29, 1021-1025.
- Cao, W., Moss, D.N., 1989b. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science* 29, 1018-1021.
- Cao, W., Moss, D.N., 1991. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environment changes. *Agronomy Journal* 83, 396-401.
- Carberry, P.S., Muchow, R.C., Hammer, G.L., 1993. Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. II. Individual leaf level. *Field Crops Research* 33, 311-328.
- Carpenter, A.J., 1978. Rice history. In: *Rice in Africa*. Buddenhagen, I.W., Persley, G.J., London, pp. 3-10.
- Casal, J.J., Deregibus, V.A., Sanchez, R.A., 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. Vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/ far-red irradiation. *Annals of Botany* 56, 553-559.
- Caton, B.P., Foin, T.C., Hill, J.E., 1999. A plant growth model for integrated weed management in direct-seeded rice. I. Development and sensitivity analyses of monoculture growth. *Field Crops Research* 62, 129-143.
- Cellier, P., Ruget, F., Chartier, M., Bonhomme, R., 1993. Estimating the temperature of a maize apex during early growth stages. *Agricultural and Forest Meteorology* 63, 35-54.
- Chafai, A.E.A., Simmons, S.R., 1988. Quantitative translocation of photoassimilates from surviving tillers in barley. *Crop Science* 28.
- Chang, T.T., 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25, 425-441.
- Charles-Edwards, D.A., Doley, D., Remington, G.M., 1986. Modelling plant growth and development. In: (Eds). Academic Press, New York, pp. 1-234.
- Chazen, O., Neumann, P.M., 1994. Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary responses to polyethylene glycol-induced water deficits. *Plant Physiology* 104, 1385-1392.
- Clément, G., Koffi, G., 1987. Les potentialités de production d'*Oryza glaberrima* en culture pluviale. *L'Agronomie Tropicale* 42, 275-279.
- Coligado, M.C., Brown, D.M., 1975. A bio-photo-thermal model to predict tassel-initiation time in corn (*Zea mays* L.). *Agricultural and Forest Meteorology* 15, 11-31.

- Cone, A.E., Slafer, G.A., Halloran, G.M., 1995. Effects of moisture stress on leaf appearance, tillering and other aspects of development in *Triticum tauschii*. *Euphytica* 86, 55-64.
- Cosgrove, D.J., 1993. How do plant cell walls extend ? *Plant Physiology* 102, 1-6.
- Craufurd, P.Q., Qi, A., Ellis, R.H., Summerfield, R.J., Roberts, E.H., Mahalakshmi, V., 1998. Effect of temperature on time to panicle initiation and leaf appearance in sorghum. *Crop Science* 38, 942-947.
- Cutforth, H.W., Jame, Y.W., Jefferson, P.G., 1992. Effect of temperature, vernalization and water stress on phyllochron and final main-stem leaf number of HY320 and Neepawa spring wheats. *Canadian Journal of Plant Science* 72, 1141-1151.
- Cutler, J.M., Shahan, K.W., Steponkus, P.L., 1980. Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice. *Crop Science* 20, 314-318.
- Dale, J.E., 1982. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum* L. *Annals of Botany* 50, 851-858.
- Dale, J.E., 1988. The Control of leaf expansion. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39, 267-295.
- Dauzat, J., Jaffuel, S., 1999. Recherche d'une interprétation fonctionnelle du tallage chez le riz. *Cartographie comparée du génome des graminées: Application à la physiologie comparée*. CIRAD, Montpellier. 31 pp.
- Davies, A., 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 82, 165-172.
- Davies, A., Thomas, H., 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany* 51, 591-597.
- Davies, M.H., Simmons, S.R., 1994. Tillering response of barley to shifts in light quality caused by neighboring plants. *Crop Science* 34, 1604-1610.
- de Raïssac, M., 1992. L'utilisation des carbohydrates de réserve et son incidence sur la production chez le riz. *L'Agronomie Tropicale* 46, 97-105.
- Delécolle, R., Hay, R.K.M., Guérif, M., Pluchard, P., Varlet-Grancher, C., 1989. A method of describing the progress of apical development in wheat based on the time course of organogenesis. *Field Crops Research* 21, 147-160.
- Deregibus, V.A., Sanchez, R.A., Casal, J.J., Trlica, M.J., 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22, 199-206.
- Dingkuhn, M., Schnier, M., Dörffling, K., Javellana, C., 1991. Relationships between ripening-phase productivity and crop duration, canopy photosynthesis and senescence in transplanted and direct-seeded lowland rice. *Field Crops Research* 26, 327-345.
- Dingkuhn, M., Miezán, K.M., 1995a. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. II. Validation of photothermal constants and characterization of genotypes. *Agricultural Systems* 48, 411-433.
- Dingkuhn, M., Miezán, K.M., 1995b. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. III. Characterizing environments by simulating crop phenology. *Agricultural Systems* 48, 435-456.
- Dingkuhn, M., Sow, A., Samb, A., Diack, S., Asch, F., 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. I. Photothermal and micro-climatic responses to flowering. *Agricultural Systems* 48, 435-456.
- Dingkuhn, M., Jones, M.P., Johnson, D.E., Sow, A., 1998. Growth and yield potential of *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima* upland rice cultivars and their interspecific progenies. *Field Crops Research* 57, 57-69.
- Dingkuhn, M., Asch, F., 1999. Phenological responses of *Oryza sativa*, *O. glaberrima* and inter-specific rice cultivars on a toposequence in West Africa. *Euphytica* 110, 109-126.

- Dingkuhn, M., Johnson, D.E., Sow, A., Audebert, A.Y., 1999. Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness. *Field Crops Research* 61, 79-95.
- Durand, R., 1969. Signification et portée des sommes de températures. *Agronomie* 113, 187-190.
- Dwyer, L.M., Stewart, D.W., 1986. Leaf area development in field-grown maize. *Agronomy Journal* 78, 334-343.
- Ebata, M., 1990. Effective heat unit summation and base temperature on the development of rice plant. I. A method determining base temperature and its application to the vegetative development of rice plant. *Japanese Journal of Crop Science* 59, 225-232.
- Ekanayake, I.J., De Datta, S.K., Steponkus, P.L., 1989. Spikelet sterility and flowering response of rice to water-stress at anthesis. *Annals of Botany* 63, 257-264.
- Ellis, R.H., Qi, A., Summerfield, R.J., Roberts, E.H., 1993. Rates of leaf appearance and panicle development in rice (*Oryza sativa* L.): A comparison at three temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology* 66, 129-138.
- Evans, L.T., Visperas, R.M., Vergara, B.S., 1984. Morphological and physiological changes among rice varieties used in the Philippines over the last seventy years. *Field Crops Research* 8, 105-125.
- Fischer, R.A., 1979. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. *Journal of Australian Institute of Agricultural Science* 45, 83-94.
- Fischer, R.A., 1983. Wheat. In: Smith, W.H., Banta, S.J. (Eds). *Potential productivity of field crops under different environments*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
- Fournier, C., Andrieu, B., 1998. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany* 81, 233-250.
- Fournier, C., Andrieu, B., 1999. ADEL-maize: an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie* 19, 313-327.
- Frank, A.B., Bauer, A., 1982. Effect of temperature and fertilizer N on apex development in spring wheat. *Agronomy Journal* 74, 504-509.
- Friend, D.J.C., 1965. Tillering and leaf production in wheat as affected by temperature and light intensity. *Canadian Journal of Botany* 43, 1063-1076.
- Fukai, S., Cooper, M., 1995. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice. *Field Crops Research* 40, 67-86.
- Fukai, S., Pantuwan, G., Jongdee, B., Cooper, M., 1999. Screening for drought resistance in rainfed lowland rice. *Field Crops Research* 64, 61-74.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V., 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 91, 47-60.
- Gallagher, J.N., 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *Journal of Experimental Botany* 30, 625-636.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V., 1979. Field studies of cereal leaf growth. III. Barley leaf extension in relation to temperature, irradiance, and water potential. *Journal of Experimental Botany* 30, 645-655.
- Gan, Y., McLeod, J.G., 1997. Winter rye leaf emergence and its relationship to the phyllochron. *Crop Science* 37, 162-166.
- Gao, L., Jin, Z.Q., Li, L., 1987. Photo-thermal models of rice growth duration for various varietal types in China. *Agricultural and Forest Meteorology* 39, 205-213.
- Gao, L., Jin, Z., Huang, Y., Zhang, L., 1992. Rice clock model-a computer model to simulate rice development. *Agricultural and Forest Meteorology* 60, 1-16.



- Gastal, F., Belanger, G., Lemaire, G., 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Annals of Botany* 70, 437-442.
- Gastal, F., Nelson, C.J., 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology* 105, 191-197.
- Gautier, H., Varlet-Grancher, C., Hazard, L., 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* 83, 423-429.
- Giauffret, C., Bonhomme, R., Derieux, M., 1995. Genotypic differences for temperature response of leaf appearance rate and leaf elongation rate in field-grown maize. *Agronomie* 15, 123-137.
- Gillet, M., Lemaire, G., Gosse, G., 1984. Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. *Agronomie* 4, 75-82.
- Glaszmann, J.C., 1986. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theoretical Applied of Genetics* 74, 21-30.
- Gmeling Meyling, H.D., 1973. Effect of light intensity, temperature and daylength on the rate of leaf appearance of maize. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 21, 68-76.
- Gosse, G., Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Allirand, J.M., Lemaire, G., 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6, 47-56.
- Gowing, D.J.G., Davies, W.J., Jones, H.G., 1990. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in Apple, *Malus domestica* Borkh. *Journal of Experimental Botany* 41, 1535-1540.
- Granier, C., Tardieu, F., 1999. Leaf expansion and cell division are affected by reducing absorbed light before but not after the decline in cell division rate in the sunflower leaf. *Plant, Cell and Environment* 22, 1365-1376.
- Greenland, D.J., 1997. The sustainability of rice farming. In: (Eds). CAB International in association with the International Rice Research Institute, London, UK, pp. 273.
- Hamdi, Q.A., Harris, D., Clark, J.A., 1987. Saturation deficit, canopy formation and function in *Sorghum bicolor* L. *Journal of Experimental Botany* 38, 1272-1283.
- Hammer, G.L., Carberry, P.S., Muchow, R.C., 1993. Modelling genotypic and environmental control of leaf area dynamics in grain sorghum. I. Whole plant level. *Field Crops Research* 33, 293-310.
- Hammer, G.L., Muchow, R.C., 1994. Assessing climatic risk to sorghum production in water-limited subtropical environments. I. Development and testing of a simulation model. *Field Crops Research* 36, 221-234.
- Hanada, K., 1982. Differentiation and development of tiller buds in rice plants. *Japan Agricultural Research Quarterly* 16, 79-86.
- Hanada, K., 1993. 2. Morphology and development of vegetative organs. 4. Tillers. In: Matsuo, T., Hoshikawa, K. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. I. Morphology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 222-258.
- Hanada, K., 1995. 1. Physiology of development. 1. Physiology of seed germination and dormancy. 4. Differentiation and development of tiller buds. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 61-65.
- Haun, J.R., 1973. Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal* 65, 116-119.
- Hay, R.K.M., 1978. Seasonal changes in the position of the shoot apex of winter wheat and spring barley in relation to the soil surface. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 91, 47-60.

- Hay, R.K.M., Tunnicliffe Wilson, G., 1982. Leaf appearance and extension in field-grown winter wheat plants: the importance of soil temperature during vegetative growth. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 99, 403-410.
- Hay, R.K.M., Delécolle, R., 1989. The setting of rates of development of wheat plants at crop emergence: Influence of the environment on rates of leaf appearance. *Annals of Applied Biology* 115, 333-341.
- Hay, R.K.M., Kemp, D.R., 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant, Cell and Environment* 13, 1005-1008.
- Hayashi, K., 1966. Efficiencies of solar energy conversion in rice varieties as affected by planting density. *Proceeding Crop Science Society Japan* 35, 205-210.
- Hesketh, J.D., Warrington, I.J., 1989. Corn growth response to temperature: Rate and duration of leaf emergence. *Agronomy Journal* 81, 696-701.
- Higham, C.F.W., 1984. Prehistoric rice cultivation in Southeast Asia. *Scientific American* 250, 100-107.
- Higham, C.F.W., 1989. The archaeology of mainland Southeast Asia from 10,000 BC to the fall of Angkor. In: Press, Cambridge University (Eds). Cambridge, UK, pp.
- Hirasawa, T., 1995. 2. Nutrients and water. 6. Water relations in plants. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 434-460.
- Ho, L.C., 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39, 355-378.
- Honda, T., Okajima, H., 1970. Environmental light conditions and tiller development in the rice plant. 3. Effects of partial shading and temperature on the development of tiller buds and dry matter increments. *Bull. Inst. Agri. Res.* 22, 1-15.
- Horie, T., Sakuratani, T., 1985. Studies on crop-weather relationship model in rice. (1) Relation between absorbed solar radiation by the crop and the dry matter production. *Japanese Agricultural Meteorology* 40, 331-342.
- Horst, G.L., Nelson, C.J., Asay, K.H., 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotype. *Crop Science* 18, 715-719.
- Hoshikawa, K., 1993. 2. Morphology and development of vegetative organs. 1. Rice seed, germination and seedlings. In: Matsuo, T., Hoshikawa, K. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. I. Morphology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 91-132.
- Hsiao, T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24, 519-570.
- Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yambao, E.B., Turner, N.C., 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiology* 75, 338-341.
- Huber, S.C., Huber, J.L., 1992. Role of sucrose-phosphate synthase in sucrose metabolism in leaves. *Plant Physiology* 99, 1275-1278.
- Huke, R., 1976. Geography and climate of rice. In: (Eds). *Climate and Rice*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, pp. 31-50.
- Ichwantoari, Ogo, T., Takamura, Y., Tsuchiya, M., 1989. Growth response of rice (*Oryza sativa* L.) to drought. I. Varietal difference in growth rate, nitrogen uptake and tillering habit at vegetative stage. *Japanese Journal of Crop Science* 58, 740-747.
- Ishii, R., 1995a. 3. Physiological mechanism of dry matter production. 3. Effects of physiological factors of individual leaves on photosynthesis and respiration. 1. Cultivars differences. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds).



- Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 566-572.
- Ishii, R., 1995b. 3. Physiological mechanism of dry matter production. 6. Photosynthesis, respiration and grain yield. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 691-703.
- Jacquot, M., Arnaud, M., 1979. Classification numérique des variétés de riz. *L'Agronomie Tropicale* 2, 157-173.
- Jacquot, M., Clément, G., Guiderdoni, E., Pons, B., 1992. Le riz. In: Galais, A., Bannerot, H. (Eds). *Amélioration des Espèces Végétales Cultivées*. INRA.
- Jame, Y.W., Cutforth, H.W., Ritchie, J.T., 1999. Temperature response function for leaf appearance rate in wheat and corn. *Canadian Journal of Plant Science* 79, 1-10.
- Jamieson, P.D., Brooking, I.R., Porter, J.R., Wilson, D.R., 1995. Prediction of leaf appearance in wheat: a question of temperature. *Field Crops Research* 41, 35-44.
- Jamieson, P.D., Porter, J.R., Goudriaan, J., Ritchie, J.T., van Keulen, H., Stol, W., 1998a. A comparison of the models AFRCWheat2, CERES-Wheat, Sirius, SUCROS2 and SWHEAT with measurements from wheat grown under drought. *Field Crops Research* 55, 23-44.
- Jamieson, P.D., Semenov, M.A., Brooking, I.R., Francis, G.S., 1998b. *Sirius*: a mechanistic model of wheat response to environmental variation. *European Journal of Agronomy* 8, 161-179.
- Jodo, S., 1995. 1. Nutrients and water relations. 7. Water use and drought resistance. In: T., Matsuo, K., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 461-480.
- Jones, H.G., 1983. A quantitative approach to environmental plant physiology. In: *Plants and Microclimate*. Press, Cambridge University, Nottingham, pp. 428.
- Jones, M.P., Dingkuhn, M., Aluko, G.K., Semon, M., 1997. Interspecific *O. sativa* L. x *O. glaberrima* Steud. progenies in upland rice improvement. *Euphytica* 92, 237-246.
- Jones, R.J., Nelson, C.J., Sleper, D.A., 1979. Seedling selection for morphological characters associated with yield of tall fescue. *Crop Science* 19, 631-634.
- Kakizaki, Y., 1991. Effect of different temperatures given to the culm-base of rice plant on the emergence and elongation of its tiller under controlled environment. *Japanese Journal of Crop Science* 60, 82-90.
- Kanda, M., 1975. Efficiency for solar energy utilization. In: IBP, Japan Committee for (Eds). *Crop productivity and solar energy utilization in various climates in Japan*. Murata, Y., Tokyo, pp. 1-244.
- Kanemasu, E.T., Bark, D.L., Choy, E.C., 1975. Effect of soil temperature on sorghum emergence. *Plant and Soil* 43, 411-417.
- Kasperbauer, M.J., Karlen, D.L., 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop Science* 34, 1564-1569.
- Katayama, T., 1951. Studies on tillering of rice, wheat and barley. Yokendo. Tokyo.
- Katayama, T.C., 1993. 2. Morphology and development of vegetative organs. 1. Taxonomical and morphological characters of cultivars and breeding strains. In: Matsuo, T., Hoshikawa, K. (Eds). Science of the Rice Plants. Vol. I. Morphology. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 35-88.
- Kaufman, P.B., 1959a. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. I. The shoot apex. *Phytomorphology* 9, 228-242.

- Kaufman, P.B., 1959b. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. *Phytomorphology* 9, 277-311.
- Kemp, D.R., Blacklow, W.M., 1980. Diurnal extension rates of wheat leaves in relation to temperatures and carbohydrate concentrations of the extension zone. *Journal of Experimental Botany* 31, 821-828.
- Kemp, D.R., 1981. Comparison of growth rates and sugar and protein concentrations of the extension zone of main shoot and tiller leaves of wheat. *Journal of Experimental Botany* 32, 151-158.
- Kemp, D.R., Blacklow, W.M., 1982. The responsiveness to temperature of the extension rates of leaves of wheat growing in the field under different levels of nitrogen fertilizer. *Journal of Experimental Botany* 33, 29-36.
- Kiniry, J.R., Jones, C.A., O'Toole, J.C., Blanchet, R., Cabelguenne, M., Spanel, D.A., 1989. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain filling for five grain-crop species. *Field Crops Research* 20, 51-64.
- Kiniry, J.R., Rosenthal, W.D., Jackson, B.S., Hoogenboom, G., 1991. Predicting leaf development of crop plants. In: Hodges, T. (Eds). *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 29-42.
- Kirby, E.J.M., Faris, O.G., 1970. Plant population induced growth correlations in the barley plant main shoot and possible hormonal mechanisms. *Journal of Experimental Botany* 21, 787-798.
- Kirby, E.J.M., Faris, O.G., 1972. The effect of plant density on tiller growth and morphology in barley. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 78, 281-288.
- Kirby, E.J.M., 1973. The control of leaf and ear size in barley. *Journal of Experimental Botany* 24, 567-578.
- Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985a. Effect of sowing date and variety on main shoot leaf emergence and number of leaves of barley and wheat. *Agronomie* 5, 117-126.
- Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985b. Leaf emergence and tillering in barley and wheat. *Agronomie* 5, 193-200.
- Kirby, E.J.M., Perry, M.W., 1987. Leaf emergence rates of wheat in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 38, 455-464.
- Kirby, E.J.M., 1990. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crops Research* 25, 253-264.
- Kirby, E.J.M., 1992. A field study of the number of main shoot leaves in wheat in relation to vernalization and photoperiod. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 118, 271-278.
- Kirby, E.J.M., 1993. Effect of sowing depth on seedling emergence, growth and development in wheat and barley. *Field Crops Research* 35, 101-111.
- Kirby, E.J.M., 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Science* 35, 11-19.
- Kitano, H., Futsuhara, Y., Satoh, H., 1993. 1. Morphological characters of plants in genus *Oryza*. 2. Morphological and taxonomical characters of cultivated rice. In: T., Matsuo, K., Hoshikawa (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. I. Morphology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 35-88.
- Kleinendorst, A., Brouwer, R., 1970. The effect of temperature of the root medium and of the growing point of the shoot on growth, water content and sugar content of maize leaves. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 18, 140-148.
- Klepper, B., Rickman, R.W., Peterson, C., 1982. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. *Agronomy Journal* 74, 789-792.
- Koffi, G., 1980. *Oryza glaberrima* Steud., instrument de sélection en Afrique de l'Ouest. *Agronomie Tropicale* 34, 229-237.

- Krenzer, E.G., Nipp, T.L., McNew, R.W., 1991. Winter wheat mainstem leaf appearance and tiller formation vs. moisture treatment. *Agronomy Journal* 83, 663-667.
- Kropff, M.J., Spitters, C.J.T., Schnieders, B.J., Joenje, W., De Groot, W., 1992. An eco-physiological model for interspecific competition, applied to the influence of *Chenopodium album* L. on sugar beet. II. Model evaluation. *Weed Research* 32, 451-463.
- Kropff, M.J., Cassman, K.G., Peng, S., Matthew, R.B., Setter, T.L., 1994a. Quantitative understanding of yield potential. In: Cassman, K.G. (Eds). *Breaking the yield barrier*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, pp. 21-38.
- Kropff, M.J., Van Laar, H.H., Matthews, R.B., 1994b. ORYZA1: An ecophysiological model for irrigated rice production. *SARP Research Proceedings*, 110 p.
- Kropff, M.J., Matthews, R.B., Van Laar, H.H., Ten Berge, H.F.M., 1995. The rice model Oryza1 and its testing. In: Matthews, R.B., Kropff, M.J., Bachelet, D., Van Laar, H.H. (Eds). *Modeling the impact of climate change on rice production in Asia*. CAB International and International Rice Research Institute, Oxon, UK, pp. 27-50.
- Kumura, A., 1955. Studies on the effect of internal nitrogen concentrations on yield components factors in rice plants. *Proceeding Crop Science Society Japan* 24, 177-180.
- Lafarge, T., 1998. Analyse de la mise en place de la surface foliaire du sorgho-grain (*Sorghum bicolor* L. Moench) au champ. Etablissement d'un modèle de développement valable en conditions sahéliennes et nord-méditerranéennes. *Agronomie-Ecophysiologie*. Orsay, 60 p.
- Lafarge, T., de Raissac, M., Tardieu, F., 1998. Elongation rate of sorghum leaves has a common response to meristem temperature in diverse African and European environmental conditions. *Field Crops Research* 58, 69-79.
- Langer, R.H.M., Ryle, S.M., Jewiss, O.R., 1964. The changing plant and tiller population of timothy and meadow fescue swards. 1. Plant survival and the pattern of tillering. *Journal of Applied Ecology* 1, 197-208.
- Lauer, J.G., Simmons, S.R., 1985. Photoassimilate partitioning of main shoot leaves in field-grown spring barley. *Crop Science* 25, 851-855.
- Lauer, J.G., Simmons, S.R., 1988. Photoassimilate partitioning by tillers and individual tiller leaves in field-grown spring barley. *Crop Science* 28, 279-282.
- Lauer, J.G., Simmons, S.R., 1989. Canopy light and tiller mortality in spring barley. *Crop Science* 29, 420-424.
- Lee, S.M., Cavers, P.B., 1981. The effects of shade on growth, development, and resource allocation patterns of three species of foxtail (*Setaria*). *Canadian Journal of Botany* 59, 1776-1786.
- Lemaire, G., 1995. Ecophysiological approaches to intercropping. *Ecophysiology of Tropical Intercropping*. Gosier, Guadeloupe: INRA Editions, Collection "Science Update", Paris, 9-25.
- Lilley, J.M., Fukai, S., 1994. Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars. III. Phenological development, crop growth and grain yield. *Field Crops Research* 37, 225-234.
- Longnecker, N., Kirby, E.J.M., Robson, M.J., 1993. Leaf emergence, tiller growth, and apical development of nitrogen deficient spring wheat. *Crop Science* 33, 154-160.
- Ludlow, M.M., Muchow, R.C., 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Advances in Agronomy* 43, 107-149.
- Maan, A.A.S., Wright, D., Alcock, M.B., 1989. Effects of sowing date, sowing density and nitrogen supply on leaf extension in spring barley. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 113, 305-315.
- Maas, S.J., Arkin, G.F., Rosenthal, W.D., 1987. Relationships between the areas of successive leaves on grain sorghum. *Agronomy Journal* 79, 739-745.

- Maas, S.J., 1993. Parametrized model of gramineous crop growth: I. Leaf area and dry mass simulation. *Agronomy Journal* 85, 348-353.
- MacAdam, J.W., Volenec, J.J., Nelson, C.J., 1989. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology* 89, 549-556.
- Malvoisin, P., 1984. Organogenèse et croissance du maître-brin du blé tendre (*Triticum aestivum*) du semis à la floraison. I. Relations observées entre la croissance foliaire et la différenciation des ébauches foliaires ou florales. *Agronomie* 4, 557-564.
- Marquez-Gomez, 1996. Effect du rayonnement photosynthétiquement actif sur le tallage d'une graminée adventice du maïs (*Setaria viridis* L.). *Ecophysiologie*. Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 21 pp p.
- Martre, P., Bogeat-Triboulot, M.B., Durand, J.L., 1999. Measurement of a growth-induced water potential gradient in tall fescue leaves. *New Phytologist* 142, 435-439.
- Masle-Meynard, J., 1981. Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote. I. Mise en évidence d'un stade critique pour la montée d'une talle. *Agronomie* 1, 623-632.
- Masle-Meynard, J., Sebillotte, M., 1981. Etude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. II. Origine des différentes catégories d'individus du peuplement; éléments de description de sa structure. *Agronomie* 1, 217-224.
- Masle-Meynard, J., Sebillotte, M., 1982. Elaboration of the number of ears of a crop of winter wheat subjected to competition for nitrogen. II. Predictive model of ears numbers. *Agronomie* 2, 17-23.
- Masle, J., Passioura, J.B., 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plant. *Australian Journal of Plant Physiology* 14, 643-656.
- Masle, J., Doussinault, G.D., Farquhar, G.D., Sun, B., 1989. Foliar stage in wheat correlates better to photothermal time than to thermal time. *Plant, Cell and Environment* 12, 235-247.
- Matsuba, K., 1988a. Morphological studies on the regularity of shoot development in rice plants. III. Regularity of the total number of leaves emerging in tillers. *Japanese Journal of Crop Science* 57, 614-620.
- Matsuba, K., 1988b. Morphological studies on the regularity of shoots development in rice plants. II. Regularity in tillering termination and the maximum number of tillers. *Japanese Journal of Crop Science* 57, 599-607.
- Matsuo, T., 1952. Genecological studies on cultivated rice. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. Jpn.* D 3, 1-111.
- Matsushima, S., 1957. Analysis of developmental factors determining yield and yield prediction in lowland rice. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci.* A5, 1-271 (J).
- Matthews, M.A., Van Volkenburgh, E., Boyer, J.S., 1984. Acclimation of leaf growth to low water potentials in sunflower. *Plant, Cell and Environment* 7, 199-206.
- McMaster, G.S., Klepper, B., Rickman, R.W., Wilhelm, W.W., Willis, W., 1991. Simulation of shoot vegetative development and growth of unstressed winter wheat. *Ecological Modelling* 53, 189-204.
- McMaster, G.S., Wilhelm, W.W., 1997. Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology* 87, 291-300.
- McQueen-Mason, S.J., 1995. Expansins and cell wall expansion. *Journal of Experimental Botany* 46, 1639-1650.
- Michelena, V.A., Boyer, J.S., 1982. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of maize leaves. *Plant Physiology* 69, 1145-1149.
- Miglietta, F., 1991a. Simulation of wheat ontogenesis. I. Appearance of main stem leaves in field. *Climate Research* 1, 145-150.



- Miglietta, F., 1991b. Simulation of wheat ontogenesis. II. Predicting dates of ear emergence and main stem final leaf number. *Climate Research* 1, 151-160.
- Milthorpe, F.L., Moorby, J., 1979. An introduction to crop physiology. In: (Eds). Cambridge University Press, London, pp. 244.
- Mitchell, K.J., 1953. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). I Pattern of vegetative development. *Physiologia Plantarum* 6, 21-46.
- Mitchell, K.J., Soper, K., 1958. Effects of differences in light intensity and temperature on the anatomy and development of leaves of *Lolium perenne* and *Paspalum dilatatum*. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 1, 1-16.
- Monteith, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc.* 281, 277-294.
- Moore, K.J., Moser, L.E., 1995. Quantifying developmental morphology of perennial grasses. *Crop Science* 35, 37-43.
- Morishima, H., Oka, H.I., 1963. Comparison of modes of evolution of cultivated forms from two wild rice species, *Oryza breviligulata* and *Oryza perennis*. *Evolution* 17, 170-181.
- Muchow, R.C., Carberry, P.S., 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize. *Field Crops Research* 20, 221-236.
- Muchow, R.C., Carberry, P.S., 1990. Phenology and leaf-area development in a tropical grain sorghum. *Field Crops Research* 23, 221-237.
- Murayama, N., 1995. 1. Physiology of development. 4. Development and senescence. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 119-177.
- Murphy, J.S., Briske, D.D., 1992. Regulation of tillering by apical dominance: chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal Range Management* 45, 419-429.
- Nemoto, K., Yamazaki, K., 1993. 6. Morphological studies of the rice plant. 2. Correlative development of vegetative organs. In: Matsuo, T., Hoshikawa, K. (Eds). *Science of the Rice Plant. Vol. I. Morphology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 625-627.
- Nemoto, K., Morita, S., Baba, T., 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. *Crop Science* 35, 24-29.
- Neuteboom, J.H., Lantiga, E.A., 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Annals of Botany* 63, 265-270.
- Nonami, H., Boyer, J.S., 1990. Primary events regulating stem growth at low water potentials. *Plant Physiology* 94, 1601-1609.
- Nonami, H., Boyer, J.S., 1993. Direct demonstration of growth-induced water potential gradient. *Plant Physiology* 102, 12-19.
- Oka, H.I., 1958. Intervarietal variation and classification of cultivated rice. *Indian J. Genet. Plant. Breed.* 18, 79-89.
- Ong, C.K., Marshall, C., 1979. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne* L. *Annals of Botany* 43, 147-155.
- Ong, C.K., 1983a. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Vegetative development. *Journal of Experimental Botany* 34, 322-336.
- Ong, C.K., 1983b. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). IV. Extension of individual leaves. *Journal of Experimental Botany* 34, 1731-1739.
- Ong, C.K., Monteith, J.L., 1984. Response of pearl millet to light and temperature. *Agrometeorology of sorghum and millet in the semi-arid tropics*. ICRISAT Center, India Patancheru, A.P. 502324: ICRISAT and WMO, 129-142.



- O'Toole, J.C., Cruz, R.T., 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant Physiology* 65, 428-432.
- O'Toole, J.C., 1982. Adaptation of rice to drought-prone environments. In: *Drought resistance in crops with emphasis on rice*. IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 195-213.
- Parsons, A.J., Robson, M.J., 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 1. Response of leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* 46, 435-444.
- Passioura, J.B., 1988. Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 687-693.
- Passioura, J.B., Condon, A.G., Richards, R.A., 1993. Water deficits, the development of leaf area and crop productivity. In: Smith, J.A.C., Griffiths, H. (Eds). *Water Deficits. Plant Responses from Cell to Community*. Bios Scientific Publishers Limited, Oxford, UK, pp. 253-263.
- Peacock, J.M., 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. I. The thermal microclimate: its measurement and relation to crop growth. *Journal of Applied Ecology* 12, 99-114.
- Penning de Vries, F.W.T., Jansen, D.M., Ten Berge, H.F.M., Bakema, E., 1989. Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. In: (Eds). PUDOC Wageningen, Wageningen, The Netherlands, pp. 291.
- Peterson, C.M., Klepper, B., Rickman, R.W., 1982. Tiller development at the coleoptilar node in winter wheat. *Agronomy Journal* 74, 781-784.
- Pinheiro, B.da Silveira, 1989. Estudo das relações hídrica durante o processo de emissão de panículas e antese do arroz de sequeiro (*Oryza sativa*). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brazil, 176 p.
- Porter, J.R., 1984. A model of canopy development in winter wheat. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 102, 383-392.
- Portères, R., 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centres d'origine et diversification variétale primaire et berceaux de l'agriculture antérieure au XVI<sup>e</sup> siècle. *Agronomie Tropicale* 5, 489-507.
- Portères, R., 1956. Taxonomie agrobotanique des riz cultivés, *Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steudel. *Journal d' Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée* 3, 342-356.
- Pouvreau, Y., 1996. Etude de la stabilité du cycle de trois variétés de riz en camargue. *Diplôme d'Etudes Approfondies*. Institut National Agronomique, Paris. 24 pp.
- Pritchard, J., Hetherington, P.R., Fry, S.C., Tomos, A.D., 1993. Xyloglucan endotransglycosylase activity, microfibril orientation and the profiles of cell wall properties along growing regions of maize roots. *Journal of Experimental Botany* 44, 1281-1289.
- Puckridge, D.W., O'Toole, J.C., 1981. Dry matter and grain production of rice, using a line source sprinkler in drought studies. *Field Crops Research* 3, 303-319.
- Rayle, D.L., 1973. Auxin-induced hydrogen-ion excretion in *Avena* coleoptiles and its implications. *Planta* 114, 63-73.
- Rayle, D.L., Cleland, R.E., 1992. The acid growth theory of auxin-induced cell elongation is alive and well. *Plant Physiology* 99, 1271-1274.
- Réaumur, R.A.d., 1735. Observations du thermomètre faites à Paris pendant l'année 1735 comparées à celles qui ont été faites sous la ligne de l'Isle-de-France, à Alger et en quelques unes de nos Isles de l'Amérique. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences*, 545-576.
- Reid, J.F., Zur, B., Hesketh, J.D., 1990. The dynamics of a maize canopy development. 2. Leaf area growth. *Biotronics* 19, 99-107.

- Rickman, R.W., Klepper, B., Peterson, C.M., 1983. Time distributions for describing appearance of specific culms of winterwheat. *Agronomy Journal* 75, 551-556.
- Rickman, R.W., Klepper, B., Peterson, C.M., 1985. Wheat seedling growth and developmental response to incident photosynthetically active radiation. *Agronomy Journal* 77, 283-287.
- Ritchie, J.T., Alocilja, E.C., Singh, U., Uehara, G., 1986. IBSNAT and the CERES-Rice model. The Impact of Weather Parameters on Growth and Yield of Rice. Los Baños, Laguna, Philippines: International Rice Research Institute, 271-281.
- Ritchie, J.T., NeSmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. In: Hanks, R.J., Ritchie, J.T. (Eds). *Modeling plant and soil systems*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA, pp. 5-29.
- Roberts, E.H., Summerfield, R.J., 1987. Measurement and prediction of flowering in annual crops. In: Atherton, J.G. (Eds). *Manipulation of flowering*. Butterworths, London, pp. 17-50.
- Robson, M.J., 1973. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. I. Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward. *Annals of Botany* 37, 487-500.
- Saab, I.N., Sharp, R.E., Pritchard, J., Voetberg, G.S., 1990. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology* 93, 1329-1336.
- Saab, I.N., Sharp, R.E., 1995. Translate RNA populations associated with maintenance of primary root elongation and inhibition of mesocotyl elongation by abscisic acid in maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology* 109, 593-601.
- Sambo, E.Y., 1983. Leaf extension rate in temperate pasture grasses in relation to assimilate pool in the extension zone. *Journal of Experimental Botany* 34, 1281-1290.
- Sato, K., 1961. Studies on the starch contained in tissues of the rice plant. 8. Interrelationships among tillers from the viewpoint of their starch contents. *Proceeding Crop Science Society Japan* 30, 23-26.
- Sato, S., Kishida, K., 1971. Studies on the advancement of yield potentials of rice plants. *Res. Council Agri. Forest. & Fish.*
- Sato, Y.I., 1993. 1. Morphological characters of plants in genus *Oryza*. 2. Morphological characters of *Oryza sativa* and *Oryza glaberrima*. In: Matsuo, T., Hoshikawa, K. (Eds). *Science of the Rice Plants*. Vol. I. Morphology. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 30-34.
- Schnier, M., Dingkuhn, M., De Datta, S.K., Mengel, K., Wijanco, E., Javellana, C., 1990. Nitrogen economy and canopy carbon dioxide assimilation of tropical lowland rice. *Agronomy Journal* 82, 451-459.
- Schnyder, H., Nelson, C.J., 1988. Diurnal growth of tall fescue leaf blades. I. Spatial distribution of growth, deposition of water, and assimilate import in the elongation zone. *Plant Physiology* 86, 1070-1076.
- Schnyder, H., Nelson, C.J., Spollen, W.G., 1988. Diurnal growth of tall fescue leaf blades. II. Dry matter partitioning and carbohydrate metabolism in the elongation zone and adjacent expanded tissue. *Plant Physiology* 86, 1077-1083.
- Schnyder, H., Nelson, C.J., 1989. Growth rates and assimilate partitioning in the elongating zone of tall fescue leaf blades at high and low irradiance. *Plant Physiology* 90, 1201-1206.
- Second, G., 1982. Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): Study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Japanese Journal of Genetic* 57, 25-57.

- Seguy, L., Bouzinac, S., Taillebois, J., Trentini, A., 1995. Une révolution technologique: le riz pluvial de qualité en zone tropicale humide. Des performances reproductibles sur la voie de celles du blé en région tempérée. CIRAD-CA, Montpellier. 28 pp.
- Seguy, L., Bouzinac, S., Trentini, A., Côrtes, N.A., 1996. Agriculture au Brésil. L'avancée des fronts pionniers monoculture de soja ou rotation ? Semis direct, la solution durable. Agriculture et Développement 12, 61 pp.
- Seguy, L., Bouzinac, S., 1998. Le semis direct du riz pluvial de haute technologie dans la zone tropicale humide du centre nord du Matto Grosso au Brésil. CIRAD-CA, GEC, Montpellier, France. 39 pp.
- Seneweera, S.P., Basra, A.S., Barlow, E.W., Conroy, J.P., 1995. Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO<sub>2</sub>. Plant Physiology 108, 1471-1477.
- Sharman, B.C., 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Annals of Botany 6, 245-282.
- Shaykewich, C.F., 1995. An appraisal of cereal crop phenology modelling. Canadian Journal of Plant Science 75, 329-341.
- Shen-Xiang, T., 1994. Rice remains from Neolithic age excavated in China. International Rice Research Notes 19.
- Shibata, M., Sasaki, K., Shimazaki, Y., 1973. Effects of air-temperature and water-temperature at each stage of the growth of lowland rice. II. Effect of air-temperature and water-temperature on the heading date. Proceeding of the Crop Science Society of Japan 42, 267-274, abstract in Japanese.
- Shiga, H., 1982. Cereal crops in gramineous species. In: Tanaka, A. (Eds). Comparative analyses on plant nutrition and physiology of crop species. Gakkai, Shuppan Center, Tokyo, pp. 139-157.
- Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miezán, K.M., 1998a. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. I. Development of an empirically based model. Field Crops Research 57, 1-13.
- Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miezán, K.M., 1998b. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. II. Comparison of genotypes. Field Crops Research 58, 129-140.
- Sié, M., Dingkuhn, M., Wopereis, M.C.S., Miezán, K.M., 1998c. Rice crop duration and leaf appearance rate in a variable thermal environment. III. Heritability of photothermal traits. Field Crops Research 58, 141-152.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1992. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. Annals of Botany 70, 493-499.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1994a. Effect of tiller trimming on phyllochron and tillering regulation during tall fescue development. Crop Science 34, 1267-1273.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1994b. Epidermal cell division and the co-ordination of leaf and tiller development. Annals of Botany 74, 9-15.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1994c. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. Crop Science 34, 71-75.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochrone. Crop Science 35, 4-10.
- Slafer, G.A., Savin, R., 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). Journal of Experimental Botany 42, 1077-1082.
- Slafer, G.A., Connor, D.J., Halloran, G.M., 1994. Rate of leaf appearance and final leaf number of leaves in wheat: effects of duration and rate of change of photoperiod. Annals of Botany 74, 427-436.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1995. Development in wheat as affected by timing and length of exposure to long photoperiod. Journal of Experimental Botany 46, 1877-1886.

- Smith, L.G., Hake, S., 1992. The initiation and determination of leaves. *The Plant Cell* 4, 1017-1027.
- Squire, G.R., Black, C.R., Ong, C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). II. Dependence on leaf water status and irradiance. *Journal of Experimental Botany* 34, 856-865.
- Squire, G.R., Ong, C.K., 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Interaction with temperature. *Journal of Experimental Botany* 34, 846-855.
- Stewart, D.W., Dwyer, L.M., 1994. Appearance time, expansion rate and expansion duration for leaves of field-grown maize (*Zea mays* L.). *Canadian Journal of Plant Science* 74, 31-36.
- Stone, P.J., Sorensen, I.B., Jamieson, P.D., 1999. Effect of soil temperature on phenology, canopy development, biomass and yield of maize in a cool-temperate climate. *Field Crops Research* 63, 169-178.
- Summerfield, R.J., Collinson, S.T., Ellis, R.H., Roberts, E.H., Penning de Vries, F.W.T., 1992. Photothermal responses of flowering in rice (*Oryza sativa*). *Annals of Botany* 69, 101-112.
- Tabourel-Tayot, F., Gastal, F., 1998. MecaNiCal, a supply-demand model of carbon and nitrogen partitioning applied to defoliated grass. 1. Model description and analysis. *European Journal of Agronomy* 9, 223-241.
- Takahashi, T., Nakaseko, K., 1994. Leaf emergence rate and temperature in early and late spring wheat varieties. *Japanese Journal of Crop Science* 63, 81-88.
- Takeda, T., Oka, M., Agata, W., 1983. Studies on dry the matter and grain production of rice cultivars in the warm area of Japan: I Comparison of the dry matter production between old and new types of rice cultivars. *Japanese Journal of Crop Science* 52, 299-306 (J).
- Tanaka, K., Kasai, Z., Ogawa, M., 1995. 1. Physiology of development. 3. Physiology of ripening. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 97-118.
- Tardieu, F., Granier, C., Muller, B., 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate ? *New Phytologist* 143, 33-43.
- Thiagarajah, M.R., Hunt, L.A., 1982. Effects of temperature on leaf growth in corn (*Zea mays*). *Canadian Journal of Botany* 60, 1647-1652.
- Thomas, R.S., Muchow, R.C., 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* 65, 215-265.
- Tivet, F., 1996. Etude de la régulation du tallage chez deux génotypes de riz (*Oryza sativa* L.). *Diplôme d'Etudes Approfondies*. Institut National Agronomique, Paris. 24 pp.
- Tivet, F., da Silveira Pinheiro, B., de Raïssac, M., Dingkuhn, M., 2000a. Leaf area dynamics and components of three rice cultivars (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) under drought. *Field Crops Research* submitted.
- Tivet, F., da Silveira Pinheiro, B., de Raïssac, M., Dingkuhn, M., 2000b. Leaf blade Dimensions and Area on Rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Relationships between Tillers and Main Stem. *Annals of Botany* submitted.
- Tivet, F., de Raïssac, M., da Silveira Pinheiro, B., Dingkuhn, M., 2000c. Leaf Appearance and Extension Rates on Three Rice Cultivars (*Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud.) as Affected by Crop Development Stage and Environment. *Field Crops Research* submitted.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B., Hunter, R.B., 1979. Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Science* 19, 363-366.



- Tomar, V.S., O'Toole, J.C., 1980. Water use in the lowland rice cultivation in Asia: A review of evapotranspiration. *Agricultural Water Management* 3, 83-106.
- Tonkinson, C.L., Lyndon, R.F., Arnold, G.M., Lenton, J.R., 1997. The effects of temperature and the *Rht3* dwarfing gene on growth, cell expansion, and gibberellin content and responsiveness in the wheat leaf. *Journal of Experimental Botany* 48, 963-970.
- Turner, N.C., O'Toole, J.C., Cruz, R.T., Yambao, E.B., Ahmad, S., Namuco, O.S., Dingkuhn, M., 1986. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. II. Osmotic adjustment, leaf elasticity, leaf extension, leaf death, stomatal conductance and photosynthesis. *Field Crops Research* 13, 273-286.
- Van Loo, E.N., 1993. On the relation between tillering, leaf area dynamics and growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). PhD Thesis, University of Wageningen, The Netherlands, 169 p.
- Van Volkenburgh, E., Cleland, R.E., 1980. Proton excretion and cell expansion in bean leaves. *Planta* 148, 273-278.
- Van Volkenburgh, E., Boyer, J.S., 1985. Inhibitory effects of water deficit on maize leaf elongation. *Plant Physiology* 77, 190-194.
- Van Volkenburgh, E., Cleland, R.E., Schmidt, M.G., 1985. The mechanism of light-stimulated leaf cell expansion. In: *Control of leaf growth*. Baker, N.R., Davies, W.J., Ong, C.K., Melbourne, pp. 223-237.
- Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Artis, P., 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Oecologia Plantarum* 3, 3-26.
- Vergara, B.S., Chang, T.T., 1985. The Flowering Response of the Rice Plant to Photoperiod. *A Review of the Literature. Fourth Edition*. The International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines. 61 pp.
- Vincourt, P., 1984. Relations entre rythme d'apparition des feuilles, nombre total de feuilles et précocité de floraison chez le maïs. *Agronomie* 4, 795-800.
- Volenc, J.J., Nelson, C.J., 1982. Diurnal leaf elongation of contrasting tall fescue genotypes. *Crop Science* 22, 531-535.
- Volenc, J.J., Nelson, C.J., 1983. Responses of tall fescue leaf meristems to N fertilization and harvest frequency. *Crop Science* 23, 720-724.
- Wada, G., 1995. 3. Physiological mechanism of dry matter production. 2. Dynamic aspects of photosynthate allocation. 2. Translocation, accumulation and partitioning of carbohydrates. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 551-560.
- Wang, Y.C., Hanada, K., 1982. Translocation of <sup>14</sup>C-assimilates among the main stem and tillers in rice plants. *Japanese Journal of Crop Science* 51, 483-491.
- Wardlaw, C.W., 1952. Experimental and analytical studies on Pteridophytes. *Annals of Botany* 16, 207-218.
- Warren Wilson, J., 1981. Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stands. *Annals of Botany* 48, 507-512.
- Warrington, I.J., Kanemasu, E.T., 1983a. Corn growth response to temperature and photoperiod. II. Leaf-initiation and leaf appearance rates. *Agronomy Journal* 75, 755-761.
- Warrington, I.J., Kanemasu, E.T., 1983b. Corn growth response to temperature and photoperiod. III. Leaf number. *Agronomy Journal* 75, 762-765.
- Watts, W.R., 1972a. Leaf extension in *Zea mays*. II. Leaf extension in response to independent variation of the temperature of the apical meristem, of the air around the leaves, and of the root-zone. *Journal of Experimental Botany* 23, 713-721.
- Watts, W.R., 1972b. Soil temperature and leaf expansion in *Zea mays*. *Experimental Agriculture* 9, 1-8.



- Watts, W.R., 1974. Leaf extension in *Zea mays*. III Field measurement of leaf extension in response to temperature and leaf water potential. *Journal of Experimental Botany* 25, 1086-1096.
- White, P.J., Cooper, H.D., Earnshaw, M.J., Clarkson, D.T., 1990. Effects of low temperature on the development and morphology of rye (*Secale cereale*) and wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany* 66, 559-566.
- Wilhelm, W.W., McMaster, G.S., 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science* 35, 1-3.
- Williams, C.N., Biddiscombe, E.F., 1965. Extension growth of grass tillers in the field. *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 14-22.
- Wilson, J.R., Jamieson, P.D., 1984. Models of growth and water use of wheat in New Zealand. In: (Eds). *Wheat growth and modelling*. Day, W., Atkins, R.K., New York, pp. 211-216.
- Wopereis, M.C.S., Kropff, M.J., Maligaya, A.R., Tuong, T.P., 1996. Drought-stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. *Field Crops Research* 46, 21-39.
- Wu, G., Wilso, L.T., McClung, M., 1998. Contribution of rice tillers to dry matter accumulation and yield. *Agronomy Journal* 90, 317-323.
- Yamaguchi, J., Tanaka, A., 1995. 3. Physiological mechanism of dry matter production. 2. Dynamic aspects of photosynthate allocation. In: Matsuo, T., Kumazawa, K., Ischii, R., Ishihara, K., Hirata, H. (Eds). *Science of the Rice Plants. Vol. II. Physiology*. Food and Agricultural Policy Research Center, Tokyo, pp. 532-565.
- Yeo, M.E., Cuartero, J., Flowers, T.J., Yeo, A.R., 1997. Gas exchange, water loss and biomass production in wild *Oryza* species in well-watered and water-limiting growth conditions. *Bot. Acta* 110, 32-42.
- Yin, X., Kropff, M.J., McLaren, G., Visperas, R.M., 1995. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* 77, 1-16.
- Yin, X., Kropff, M.J., 1996. The effect of temperature on leaf appearance in rice. *Annals of Botany* 77, 215-221.
- Yin, X., Kropff, M.J., Goudriaan, J., 1996. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. *Annals of Botany* 77, 203-213.
- Yin, X., Kropff, M.J., Goudriaan, J., 1997a. Changes in temperature sensitivity of development from sowing to flowering in rice. *Crop Science* 37, 1787-1794.
- Yin, X., Kropff, M.J., Horie, T., Nakagawa, H., Centeno, H.G.S., Zhu, D., Goudriaan, J., 1997b. A model for photothermal responses of flowering in rice. I. Model description and parameterization. *Field Crops Research* 51, 189-200.
- Yin, X., Kropff, M.J., Ynalvez, M.A., 1997c. Photoperiodically sensitive and insensitive phases of preflowering development in rice. *Crop Science* 37, 182-190.
- Yin, X., Kropff, M.J., 1998. The effect of photoperiod on interval between panicle initiation and flowering in rice. *Field Crops Research* 57, 301-307.
- Ying, J., Peng, S., He, Q., Yang, H., Yang, C., Visperas, R.M., Cassman, K.G., 1998. Comparison of high-yield rice in tropical and subtropical environments. I. Determinants of grain and dry matter yields. *Field Crops Research* 57, 71-84.
- Yoshida, S., 1981. Fundamentals of rice crop science. In: IRRI, Los Baños, Philippines (Eds). pp.
- Yoshida, S., 1983. Rice. In: Smith, W.H., Banta, S.J. (Eds). *Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments*. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, pp. 103-127.
- Zarroug, K.M., Nelson, C.J., Sleper, D.A., 1984. Interrelationships between rates of leaf appearance and tillering in selected tall fescue populations. *Crop Science* 24, 565-569.

- Zhang, J., Davies, W.J., 1989. Sequential response of whole plant water relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behaviour of sunflower plants. *New Phytologist* 113, 167-174.
- Zur, B., Reid, J.F., Hesketh, J.D., 1989. The dynamics of a maize canopy development. I. Leaf ontogeny. *Biotronics* 18, 55-66.



## **Genetic and environmental factors determining leaf area development in rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.). Consequences of drought.**

Rice cultivars differ in leaf area development in a given resource situation, and a cultivar can exhibit considerable phenotypic plasticity in different environments. However, the morphogenetic and physiological mechanisms responsible for this plasticity are unclear. The aim of this study is to analyse leaf area dynamics and components for three contrasting genetically rice cultivars (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) under different drought levels and in response of climatic variables.

Under well-watered conditions, Javaé showed the high tillering capacity, small size of tillers and leaves, and late senescence typical of high-yielding, lowland-adapted indica cultivars. IAC47 was typical of improved upland-adapted, japonica cultivars (low tillering, large leaves, late senescence), and CG14 showed a comparatively weed-like behaviour (high tillering, leafy, early senescence due to over-production of foliage). Under drought, CG14 being extremely plastic in all components, and the two improved cultivars showing stable behaviour with respect to certain components, probably due to selection pressures during domestication and breeding.

Tillering showed a strong relationship with relative growth rate and was interpreted as an expression of trophic control of tillering in rice. Moreover a common linear relationship was obtained between the cultivars and drought treatments, that means the capacity of each cultivar to accumulate carbohydrates was a principal determinant of tillering.

Leaf appearance rates during the presumed vegetative phase (near-constant phyllochron), pooled from three environments, increased strongly with increasing meristem temperature up to 25 to 28 °C, but then stagnated or decreased. The time from leaf tip appearance to the emergence of the corresponding ligule, which is indicative of the main leaf expansion period, was nearly identical with the phyllochron.

Across leaf positions and time of day, hourly measured LER was linearly correlated with meristem temperature. Some of the variation in the global relationship between LER and the temperature of the meristem could be attributed to differential behaviour during the day and at night. The hypothetical, non-thermal source of variability for LER followed generally the time course of PPFD and VPD. The hysteresis effect during the day, was significantly correlated with mean PPFD. The slope of the LER vs temperature relationship was largest in mid-season, and smaller for leaves appearing earlier or later. We suggested that competition between different sinks growing at the same time could be responsible for this decreasing pattern of LER and final blade length of the upper nodes.

We explored the hypothesis of a trophic control of tillering, LER and leaf area across development stages, cultivars and drought levels. The findings confirm that tillering of rice can be predicted from RGR using a relationship that is common or very similar for genetically and agro-ecologically contrasting cultivars, and that applies to both single plants and crop stands in the field. Furthermore, the present model failed to make accurate predictions of tiller and leaf size dynamics during reproductive growth. Relations between competing sinks are too complex to be simulated with RGR as generic indicator of internal competition. Detailed studies are necessary to confirm the hypothesis of a trophic control of morphogenesis on rice.

**Keywords :** *Oryza sativa* L., *Oryza glaberrima* Steud., Simulation of Leaf area dynamics, Relative growth rate, Relative tillering rate, Leaf blade dimension, Leaf extension rate, Phyllochron, Morphogenesis, Temperature, Radiation







## **Etude des facteurs génotypiques et environnementaux déterminant la mise en place de la surface foliaire chez le riz (*Oryza sativa* L. et *Oryza glaberrima* Steud.). Incidence particulière d'un déficit hydrique**

La dynamique de la croissance foliaire et l'aptitude à mettre en place des LAI élevés sont des éléments clefs de la vigueur végétative et notamment de la compétitivité vis à vis des plantes adventices. Les variétés *O. glaberrima* Steud. sont reconnues pour présenter ces avantages en comparaison aux variétés *O. sativa* L. La dynamique de la croissance foliaire et ses composantes ont été analysées, sous des conditions climatiques et hydriques variables, pour trois variétés faisant référence à deux espèces et à des zones agro-écologiques distinctes : IAC47 (*O. sativa* type japonica), Javaé (*O. sativa* type indica) et CG14 (*O. glaberrima* Steud.).

Sous un régime hydrique non limitant, Javaé a un nombre élevé de talles, des feuilles courtes et peu larges caractéristiques des variétés modernes semi-naines du type indica. A l'opposé, IAC47 est une variété pluviale traditionnelle (tallage faible, feuilles longues et larges, faible sénescence) et CG14 présente une forte compétitivité vis à vis des plantes adventices (tallage puissant, feuilles fines, sénescence précoce). Sous un régime hydrique limitant l'amplitude de réponse diffère en fonction de la variété, et de la composante de la surface foliaire considérée. Chez CG14, l'ensemble de ces composantes sont affectées négativement par la contrainte hydrique : rythme d'émission des feuilles, taux d'émission des talles, surface individuelle, longueur et largeur des limbes.

Au cours des stades précoces du développement, une relation linéaire significative, a été obtenue entre le taux relatif de tallage et le taux relatif de croissance (RGR). L'unicité de réponse observée, entre les variétés et les traitements hydriques, étaye fortement l'hypothèse d'une régulation trophique du tallage. Le taux d'accumulation relative de matière sèche aérienne peut être considéré comme un déterminant prépondérant du tallage.

Une réponse curvilinéaire du LAR à la température du méristème a été proposée avec un optimum entre 25 et 28°C, fonction de la variété. La durée d'allongement foliaire a été calculée sur la base d'une durée apparente, définie de l'apparition de la pointe de la feuille à l'apparition de la ligule.

L'analyse du LER en fonction de la température du méristème met en évidence des réponses distinctes entre la phase diurne et nocturne. L'hysteresis du LER est corrélé positivement à la radiation moyenne journalière et au VPD air. Le LER et la longueur finale des limbes augmentent graduellement jusqu'aux positions 8 à 10 sur le maître-brin, cette phase étant suivie d'une diminution par la suite. Les compétitions internes pour les ressources, pourraient être à la base de cette évolution du profil.

Un modèle de simulation prenant en considération les réponses génotypiques et environnementales des différentes composantes a été élaboré. Il est basé sur l'hypothèse d'une régulation trophique de la morphogénèse. Des prédictions satisfaisantes sont obtenues pour les régimes hydriques non limitants. La relation entre le RGR et le taux relatif de tallage, établie sur des plantes isolées, a été validée avec succès au champ au cours de la phase précoce de développement. En revanche, la prédiction du tallage et de la taille finale des organes n'est pas satisfaisante au cours de la phase reproductive. Des études complémentaires sur le jeu des compétitions internes ainsi que sur la demande spécifique des organes sont nécessaires pour simuler précisément la plasticité phénotypique des variétés de riz.

**Mots-clés :** *Oryza sativa* L., *Oryza glaberrima* Steud., Taux relatif de croissance, Taux relatif de tallage, Surface individuelle, Vitesse d'allongement foliaire, Morphogénèse, Phyllochrone, Température. Radiation